BEITRÄGE ZUR KENNTNISS

DES

RÜCKENMARKES DER AMPHIBIEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR ERLANGUNG

DER PHILOSOPHISCHEN DOCTORWÜRDE

DER HOHEN

PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG.

VORGELEGT

VON

CARL MAX SCHMIDT

AUS ANNABERG.

HALLE A. S.

GEBAUER-SCHWETSCHKE'SCHE BUCHDRUCKEREI.

1885.

BEITRÄGE ZUR KENNTNISS

DES

RÜCKENMARKES DER AMPHIBIEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR ERLANGUNG

DER PHILOSOPHISCHEN DOCTORWÜRDE

DER HOHEN

PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG.

VORGELEGT

VON

CARL MAX SCHMIDT

AUS ANNABERG.

HALLE A. S.

GEBAUER-SCHWETSCHKE'SCHE BUCHDRUCKEREI.

1885.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545809_0131

Ueber das Rückenmark der Amphibien steht uns eine allzu umfangreiche Literatur nicht zu Gebote. Wenn wir einige Abhandlungen aus den funfziger Jahren, welche sämmtlich das centrale Nervensystem des Frosches betreffen, übergehen, so war das Erste, was auf diesem Gebiete erschien, Reissner's „Bau des centralen Nervensystems der ungeschwänzten Batrachier". Diese aus dem Jahre 1864 stammende Arbeit beschäftigt sich mit den Kröten und mit den Landfröschen. 1875 folgte Stieda's Abhandlung über das centrale Nervensystem des Axolotl. In den Jahren 1879 bis 1882 veröffentlichte John Mason einen reich ausgestatteten Atlas, der auf mehr als 100 Blättern ausgezeichnete Photographien von Querschnitten durch Hirn und Rückenmark gewisser Reptilien und Amphibien Amerikas giebt. Der diesem Atlas beigegebene Text ist sehr spärlich ausgefallen und erschöpft seinen Gegenstand durchaus nicht.

Die letzte hierher gehörige Arbeit erschien vor ungefähr einem Jahre, es ist „Das Rückenmark des Proteus anguineus" von Klausner.

Angeregt durch die eben genannten Arbeiten habe ich im Laufe des letzten Jahres das Rückenmark einer grösseren Anzahl geschwänzter und ungeschwänzter Amphibien untersucht und einer Vergleichung unterworfen. Da jedoch die Veränderungen, denen das Rückenmark bei der weitgehenden Metamorphose, die die Amphibien frei lebend von der kleinen, eben dem Ei entschlüpften Larve bis zum ausgebildeten Thiere durchlaufen müssen, unterworfen ist, geeignet zu sein schienen, auf viele, ja vielleicht auf die meisten Verhältnisse des definitiven Rückenmarkes das rechte Licht zu werfen,

so habe ich von einigen der in Frage stehenden Thiere auch die Larven, theils nur in einzelnen Stadien, theils aber auch in ganzen Serien, mit in den Kreis meiner Betrachtung gezogen. Auf diesem Wege hat sich für das Rückenmark der Amphibien und besonders für die histologische Differenzirung der grauen Substanz desselben eine Anzahl interessanter Thatsachen ergeben, welche ich mir in folgenden Zeilen vorzulegen erlaube.

Gleich an dieser Stelle möchte ich jedoch hervorheben, dass diese Arbeit durchaus nicht den Anspruch macht, eine vollständige Darstellung des Rückenmarkes der Amphibien zu sein.

Zur Untersuchung zugänglich waren mir folgende Arten: Siredon, Proteus anguineus, Triton cristatus und taeniatus, Salamandra maculosa, Rana esculenta und temporaria, Bufo vulgaris, Pelobates fuscus und Bombinator igneus. Von den unter den Amphibien in mehrfacher Hinsicht am tiefsten stehenden Blindwühlern (Apoda) war es mir nicht möglich, einen Vertreter zu erlangen.

Die Larven anlangend, so standen mir solche zu Gebote von Rana temporaria und Triton taeniatus in Serien, von Bufo vulgaris, Salamandra maculosa, Triton cristatus und Siredon in einzelnen Stadien.

Untersuchungsmethoden.

Von den verschiedenen Härtungsmitteln, die die Autoren für das Rückenmark angegeben haben, konnte ich keines mit dem gewünschten Erfolge bei den Amphibien anwenden, da die vorgeschriebenen Reagentien (Chromsäure, Sublimat, Müller'sche Flüssigkeit, doppeltchromsaures Kali etc.) das zarte Rückenmarksgewebe mehr oder weniger veränderten oder gar zerstörten. Als vollständig unzulässig erwies sich Chromsäure, noch am brauchbarsten war Sublimat.

Schöne Präparate aber und gute Resultate erhielt ich bei Anwendung einer verhältnissmässig sehr einfachen Methode, welche die Objekte vor der Einbettung mit keinem andern Reagens in Berührung bringt als mit Alkohol.

Nachdem nämlich die Thiere durch Chloroform oder Aether getödtet worden waren, wurde die Wirbelsäule herausgeschnitten und in etwa 70prozentigen Alkohol gebracht. Nach 2 bis 3 Tagen war das in dem dorsalen Kanal der Wirbelsäule liegende Rückenmark so vollständig gehärtet, dass es bei einiger Vorsicht und einiger Uebung mit Hülfe spitzer Pincetten in kleinen Stücken völlig unversehrt herauspräparirt werden konnte. Die freigelegten Stücke kamen jetzt wieder in 70prozentigen Alkohol, dessen Concentration jedoch nun nach und nach bis zu 100% erhöht wurde. In diesem blieben sie liegen bis zur Einbettung, ohne welche bei der Kleinheit und Zartheit der Objekte an ein Schneiden nicht zu denken war.

Als Einbettungsmasse diente lediglich reines Paraffin. Zur Ueberführung der Objekte aus dem absoluten Alkohol in das flüssige Paraffin habe ich nicht das allgemein gebräuchliche Terpentinöl verwendet, sondern Benzol, da dieses die Gewebe viel unveränderter und die Zellgrenzen viel schärfer erhält als jenes. Zu beachten ist, dass die aus dem absoluten Alkohol in das Benzol gebrachten Theile aus dem letzteren nicht direkt in flüssiges Paraffin übergeführt werden dürfen, sondern zunächst in eine in ihrem Concentrationsgrad immer wachsende Lösung von Paraffin in Benzol kommen müssen, wenn kein Schrumpfen eintreten soll.

Die mittels Mikrotom gefertigten Schnitte wurden nach der bekannten Methode von Giesbrecht mit Schellack aufgeklebt und auf dem Objektträger gefärbt.

Von den verschiedenen Färbemitteln habe ich für meine Zwecke das alkoholische Säurecarmin als bestes erkannt.

Als Einschlussmittel diente mir stets der in Benzol gelöste Canadabalsam.

Die Larven, deren Rückenmark natürlich nicht frei präparirt werden konnte, wurden in toto geschnitten, zu diesem Zwecke aber ebenfalls in Alkohol gehärtet; doch erwies es sich für gut, wenn sie vorher, d. h. unmittelbar nach dem Abtödten für einige Minuten in warmes Sublimat gelegt wurden.

Bei einigen älteren Stadien, deren Skelet schon kalkhaltig war, machte sich eine Entkalkung nöthig. Dieselbe

geschah stets in einer oft erneuerten Mischung von 70prozentigem Alkohol mit einer ganz geringen Menge von Salzsäure.

Schliesslich sei an dieser Stelle noch hervorgehoben, dass die vorliegende Untersuchung im wesentlichen an Querschnitten ausgeführt worden ist. Längsschnitte haben das aus Querschnitten Gefundene immer bestätigt, aber Neues ergab sich aus ihrer Betrachtung nur selten.

Uebrigens ist es wegen der Kleinheit, durch die sich der Querschnitt des Rückenmarkes der meisten Amphibien auszeichnet, sehr schwer, gute Längsschnitte von bestimmter Richtung zu fertigen.

Allgemeines.

Wenn man die Querschnitte durch das Rückenmark der verschiedenen Amphibien unter dem Mikroskope betrachtet, so bieten sich auf den ersten Blick so bedeutende Verschiedenheiten in Bezug auf Grösse und Gestalt sowohl als auch mit Rücksicht auf die Beschaffenheit der histologischen Elemente dar, dass man kaum meint, es mit ein und derselben Thierklasse zu thun zu haben. Insonderheit haben die Rückenmarksquerschnitte von tiefstehenden Urodelen einer- und hochstehenden Batrachiern anderseits so wenig Aehnliches, dass eine gemeinsame Betrachtung des Organes für die ganze Klasse zunächst unmöglich erscheint. Wenn man sich jedoch genauer damit beschäftigt und die einzelnen Arten nach dieser Richtung hin genauer mit einander vergleicht, so kommt man sehr bald zu der Gewissheit, dass der Bau des Rückenmarkes aller Amphibien von einheitlichen Prinzipien beherrscht wird, dass sich dasjenige der Frösche und Kröten durch verschiedene Zwischenstufen hindurch auf das der niederen Kiemenlurche zurückführen lässt, denn das erstere giebt sich zu erkennen als ein weiter entwickeltes und daher höher differenzirtes Stadium des letzteren. Die verschiedenen Amphibien bilden mit anderen Worten in Bezug auf das Rückenmark eine deutliche Entwicklungsreihe.

Von diesem Gesichtspunkte aus werde ich mir nun erlauben, zunächst eine vergleichende Darstellung des Rückenmarks der von mir untersuchten Amphibien zu geben, welcher dann eine kurze Besprechung der Rückenmarksmetamorphose während des Larvenlebens folgen wird.

Da die Höhe der Organisation des Markes bei ausgebildeten Thieren sowohl als auch bei Larven keineswegs in allen Körperregionen dieselbe ist, vielmehr beständig aber stätig von vorn nach hinten abnimmt — wir kommen später noch einmal auf dieses Verhältniss zurück —, so werde ich vor der Hand meiner Darstellung immer solche Schnitte zu Grunde legen, die durch eine Gegend nicht allzuweit hinter der Medulla oblongata geführt sind, da wir hier die höchste Organisation vor uns haben.

I. Theil.

Das Rückenmark des ausgebildeten Thieres.

Gestalt und Grösse.

Das Rückenmark der Amphibien bildet ein mehr oder weniger flach gedrücktes Rohr, welches die Grösse seines Querschnittes von vorn nach hinten allmälig verjüngt und schon makroskopisch auf seiner ventralen Seite eine dunkle Linie zeigt als Ausdruck der ventralen Längsfurche.

Die Cervical- und die Lumbalanschwellung ist bei allen Batrachiern, wie auch Reissner[1]) ausführlich darlegt, deutlich vorhanden, bei den Caudaten aber verschwinden beide mehr und mehr, bis sie endlich bei den niedrigsten Vertretern dieser Gruppe kaum noch zu bemerken sind.

Zu dem Gesammtbilde, welches ein Querschnitt unter dem Mikroskope liefert, übergehend, müssen wir zunächst hervorheben, dass die Gestalt desselben immer die einer querliegenden Ellipse ist, deren grosse Axe jedoch etwas ventralwärts verschoben ist. Eine Ausnahme von diesem

1) Reissner, Der Bau des centr. Nervensystems der ungeschwänzten Batrachier. Dorpat 1864.

sonst ganz allgemeinen Verhalten macht Salamander maculosa, bei welchem diese Axe der grössten Ausdehnung immer genau in der halben Höhe des Querschnittes liegt.

Am wenigsten von einander sind grosse und kleine Axe der Querschnittsellipse bei den Batrachiern verschieden. Von diesen abwärts aber überwiegt die grosse Axe im allgemeinen mehr und mehr.

Folgende Zahlen mögen das eben Gesagte ergänzen:

	Breite und Höhe der Durchschnittsellipse.	
Rana und Bufo	2,00 mm	1,60 mm
Pelobates	1,90 „	1,42 „
Bombinator	1,20 „	0,80 „
Siredon	1,20 „	0,80 „
Salam. mac.	1,00 „	0,65 „
Triton cristatus	0,90 „	0,62 „
Proteus ang.	0,85 „	0,60 „
Triton taen.	0,50 „	0,40 „

Wir sehen also, dass die sogenannten Krötenfrösche (Pelobatiden) in der Mitte stehen zwischen Raniden und Bufoniden einerseits und Caudaten andererseits.

Uebrigens ist die genaue Grössenangabe nur von untergeordneter Bedeutung, denn die Masse des Rückenmarkes wird wohl immer in einem bestimmten Verhältniss zur Grösse des Thieres stehen; die Höhe der Organisation aber des Markes richtet sich weniger nach seiner Masse als vielmehr nach der Grösse und der Anordnung der dasselbe zusammensetzenden histologischen Elemente.

Fast bei allen Arten genau im Mittelpunkt der Ellipse liegt der wohlausgebildete und überall mit einem charakteristischen Epithel versehene Centralkanal. Nur bei Proteus ist er etwas der ventralen Seite nahe gerückt.

In der Medianlinie des Rückenmarkes vom ventralen Rande nach dem Canalis centralis ziehend zeigt sich überall eine Spalte von wechselnder Tiefe, der Sulcus longitudinalis inferior. Ebenso ist in allen Fällen auf der entgegengesetzten Seite der Sulcus longitudinalis superior nachweisbar, wenn auch bisweilen nur ganz schwach ausgebildet.

Stieda[1]) und Klausner[2]) leugnen das Dasein dieser dorsalen Furche, der eine für für Axolotl, der andere für Proteus. Es ist jedoch auch bei diesen Thieren eine schwache Andeutung deutlich zu erkennen.

Mason[3]) sagt über die obere oder besser dorsale Längsfurche: „The posterior median fissure does not exist as such, its position being marked, much as in man, by a membrane which extends down wards from the pia mater, dividing into halves the portion of white substance included between the superior roots of the spinal nerves."

Ich muss mich der hier ausgesprochnen Ansicht in sofern anschliessen, als ich jene bindegewebliche Membran bei allen von mir untersuchten Amphibien gefunden habe, bald in mächtiger Entfaltung, wie bei Rana, Bufo, Bombinator etc., bald aber auch nur als zarte Lamelle, wie bei Proteus, Salamander maculosa etc.

Sowohl im dorsalen Sulcus als auch im äusseren Anfang des ventralen verläuft je ein longitudinales Blutgefäss, von Zeit zu Zeit horizontale Seitenzweige in der Richtung nach dem Centralkanal hin abgebend.

Reissner macht in seiner Abhandlung einen Unterschied zwischen Sulcus longitudinalis und Fissura longitudinalis. So leicht sich nun dieser Unterschied für die Frösche und Kröten mag durchführen lassen, so unangebracht erscheint es, ihn in Anwendung zu bringen, wenn es sich um eine vergleichende Darstellung der betreffenden Verhältnisse für die ganze Classe der Amphibien handelt; denn schon bei den Pelobatiden und noch mehr bei den Urodelen stösst man auf bedeutende Schwierigkeiten, wenn es sich um Beantwortung der Frage handelt, ob man es nur mit einem Sulcus oder mit einem Sulcus und einer Fissur zu thun

---

1) Stieda. Ueber den Bau des centr. Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Leipzig 1875.

2) Klausner. Das Rückenmark des Proteus anguineus. Abth. d. k. b. Akad. d. Wiss. II. Cl. XIV. Bd. II. Abth. München 1883.

3) John Mason, M. D. Minute structure of the central nervous system of certain reptiles and batrachians of America. Newport 1879—1882.

hat. Jedenfalls würde in vielen Fällen die Abgrenzung beider eine sehr willkürliche sein.

Wenn wir jetzt zu der Abgrenzung der grauen und weissen Substanz oder, was dasselbe sagt, zu der Gestalt der grauen Substanz übergehen, so wird es uns, nachdem wir die Querschnitte der verschiedenen Arten nach dieser Richtung hin betrachtet haben, sofort klar, dass es sehr schwer sein dürfte, irgend eine Form aufzustellen, mit der sich die Gestalt der grauen Substanz aller Amphibienarten deckt. Am besten würde sich hierzu vielleicht noch die Gestalt eines mit seiner concaven Seite dem Centralkanal aufliegenden Halbmondes eignen, wenn wir uns die Dimension seiner grössten Breite, welche nach den gemachten Angaben also mit der Medianlinie des Querschnittes zusammenfällt, sehr beträchtlich und seine Enden nicht spitz zulaufend, sondern abgerundet denken.

In diesen Enden hätten wir dann die ventralen Hörner zu suchen.

Am besten passt der angestellte Vergleich bei den Kiemenlurchen und den Tritonen, weil bei diesen Thieren von dorsalen Hörnern kaum die Rede sein kann; schwerer ist er schon bei den Salamandern durchzuführen, weil hier das erste Auftreten jener Hörner als zwei flache Auswölbungen, je eine an jeder Hälfte der dorsalen Seite der grauen Substanz, nicht in Abrede zu stellen ist. Am wenigsten aber deckt sich mit dem gegebenen Schema die graue Masse der Batrachier, weil dieselbe derjenigen der Urodelen gegenüber dorsalwärts vom Centralkanal bedeutend an Masse zugenommen hat und deutliche dorsale Hörner trägt; auch fallen hier die ventralen Hörner nicht, wie bei den Urodelen, ohne weiteres mit den Enden des Halbmondes zusammen, sondern heben sich davon ab.

Was schliesslich das Massenverhältniss der beiden Substanzen bei demselben Thiere betrifft, so ist dasselbe bei den verschiedenen Species verschieden. Bei den Kiemenlurchen ist die graue Substanz im Verhältniss zur weissen viel weniger massig entwickelt als bei den Raniden. Doch bilden die einzelnen Arten nach diesem Gesichtspunkte eine aufsteigende Reihe, an deren Anfang die Perennibranchiaten

zu stellen sind; es folgen dann Tritonen, Salamander, Pelobatiden, an die sich dann als die letzten Glieder die Raniden und Bufoniden anschliessen.

Das Gesagte wird durch die Anschauung unmittelbar bestätigt; genaue Messungen habe ich nicht angestellt.

Nach dieser Betrachtung des Gesammtquerschnittsbildes vom Rückenmark gehe ich zur Beschreibung der einzelnen Theile über.

Die graue Substanz.

Die graue Substanz besitzt wie die weisse ein Grundgewebe. Ueber die Art, den Bau und die Entstehung desselben etwas Näheres zu sagen, ist hier noch nicht der Ort, ich werde später darauf zurückkommen.

Klausner theilt in seiner Arbeit über den Proteus die graue Substanz dieses Thieres in drei Schichten: in das Epithel, das reticuläre Stratum und die äussere zellenreiche Zone. Wir können diese Eintheilung ohne Zwang auf die ganze Klasse der Amphibien übertragen; nur scheint es angebracht, die beiden ventralen Hörner von der äusseren zellenreichen Zone als die Regionen der grossen Nervenzellen zu sondern. Wir haben dann das Epithel, das Reticulum, die äussere zellenreiche Zone und die beiden Regionen der grossen Nervenzellen und werden finden, dass diese fünf Theile bei allen Amphibien als Hauptabschnitte der grauen Substanz wiederkehren, wenn auch der Grad ihrer histologischen Differenzirung ein sehr verschiedener sein wird.

Der Centralkanal und sein Epithel.

Der Canalis centralis ist, wie schon bei früherer Gelegenheit erwähnt, fast bei allen Arten genau im Mittelpunkte der Querschnittsellipse gelegen. Sein scharf contourirtes Lumen besitzt entweder die Gestalt eines Kreises, wie bei den Tritonen und Salamandern, oder die einer

Ellipse, welche dann ihrerseits wieder bald quer liegt, wie bei Siredon, Menopoma[1]) und Siren, bald aufrecht steht, wie bei Proteus und bei den Batrachiern.

Die Dimensionen des Lumens betreffend, bin ich durch zahlreiche sorgfältige Messungen zu folgenden Durchschnittszahlen gelangt.

	Höhe und Breite des Lumens.	
Bufo	0,150 mm	0,120 mm
Rana	0,080 „	0,050 „
Pelobates	0,080 „	0,060 „
Bombinator	0,060 „	0,040 „
Salam. mac.	0,070 „	0,060 „
Siredon	0,030 „	0,050 „
Triton crist.	0,035 „	0,030 „
Triton taen.	0,027 „	0,025 „

Bemerken möchte ich jedoch, dass ich den hier gemachten Angaben eine grosse Bedeutung nicht zuschreibe und für ihre absolute Sicherheit nicht bürgen kann. Denn auch ich bin zu der von vielen Autoren ausgesprochnen Ansicht gelangt, dass sich der Centralkanal auf Schnitten nur selten unverändert erhält, da der leiseste Druck oder Zug, der beim Präpariren und vielleicht auch beim Schneiden auf den zarten Rückenmarksfaden ausgeübt wird und auch bei der grössten Sorgfalt nicht zu vermeiden ist, verändernd auf Grösse und Gestalt des centralen Lumens einwirkt, obgleich er die Grösse und gegenseitige Lage der histologischen Elemente des Rückenmarksstranges nicht oder doch nur unmerklich beeinflusst.

Ich will daher auch nicht als Unmöglichkeit hinstellen, dass die Form der querliegenden Ellipse, wie ich sie im Gegensatz zu Stieda, welcher die Kreisform angegeben hat, für Axolotl abgebildet und auch für Menopoma und Siren in Mason's photographischen Tafeln gefunden habe, die Folge einer solchen äusseren Einwirkung ist. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass es uns noch gelingen wird, als

---

1) Menopoma und Siren habe ich nicht selbst untersucht, ich beurtheile sie vielmehr nach den mir vorliegenden Photographien des Mason'schen Atlas.

normale Gestalt des Lumens ganz allgemein für die Amphibien die einer aufrechtstehenden, vom Kreis nicht allzuweit abweichenden Ellipse zu constatiren.

Die innere Contour des Lumens wird nicht direkt, wie es in vielen Fällen den Anschein hat, von den nach innen gekehrten Wänden der gleich zu besprechenden, den Kanal umgebenden Epithelzellen gebildet, sondern, wie es schon Reissner für die Batrachier nachgewiesen hat, von einer besonderen, cuticulaartigen Membran, die allerdings als ein Absonderungsprodukt jener Zellen aufzufassen ist. Diese Membran liegt im Leben den Epithelzellen dicht an, auf mikroskopischen Präparaten aber erscheint sie oft losgelöst und etwas in's Lumen vorgeschoben. Gerade dieser Umstand ist es, der ihren Nachweis bei den Amphibien sehr leicht macht.

Ob der Centralkanal im Leben von einem Liquor cerebro-spinalis erfüllt ist, kann aus Schnitten nicht beurtheilt werden. Wohl habe ich bisweilen Gebilde gefunden, die man allenfalls für aus jener Flüssigkeit entstandene Gerinnsel hätte halten können; allein, um diesen Schluss zu ziehen, waren diese Fälle zu selten, und jene Gebilde konnten auch als Unreinigkeiten durch den Schnitt gerade auf das Lumen des Kanals gekommen sein.

Dem Epithel aufsitzende Flimmerhaare, wie sie Bidder[1]) für junge Säuger beschreibt, kommen bei den Amphibien nie vor; ebensowenig ist etwas von der von Stilling[2]) zuerst erwähnten und von Bidder bestätigten Ringcommissur, welche noch innerhalb der Epithelschicht um das Lumen des Kanals herumlaufen soll, zu bemerken, wenn dieselbe nicht etwa als identisch mit jener cuticulaartigen Membran aufzufassen ist Ich habe jedoch diese Membran auf Querschnitten nie als eine solche Fasercommissur erkennen können, und auch auf Längsschnitten erschien sie immer nur als scharfe, senkrecht verlaufende Linie.

1) Bidder und Kupffer. Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes. Leipzig 1857.

2) Stilling und Wallach. Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes. Leipzig 1842.

Der Centralkanal ist bei allen Amphibien von einem deutlichen Epithel oder, schärfer ausgedrückt, von einer Epithelschicht umgeben, denn wenn diese Schicht auch im Grossen und Ganzen als eine einfache zu bezeichnen ist, so findet man doch auf allen Schnitten Stellen, in denen 2 oder gar 3 Zellen in radiärer Richtung hinter einander liegen, ohne dass etwa eine künstliche Verschiebung vorgekommen wäre.

Die Elemente der Epithelialschicht tragen alle deutlich den Charakter von Zellen; nur bei den Fröschen und Kröten wird derselbe, wie wir uns noch überzeugen werden, ein wenig verwischt. Allein auch hier kann man, sobald man nur einen Blick auf ein gutes Präparat geworfen hat, auch ohne Kenntniss der Entwickelungsgeschichte über die Zugehörigkeit der in Frage stehenden Elemente so wenig in Zweifel sein, dass es kaum erklärlich erscheint, wie einst Schönn[1]) darauf kommen konnte, die Zellennatur derselben zu leugnen, die „angeblichen Epithelzellen" für „Schnittflächen senkrecht verlaufender Nervenfasern" auszugeben und die „Ueberzeugung von dem Nichtvorhandensein eines Epithels im Centralkanal der Fische, Amphibien und Säuger" zu gewinnen.

Die Dicke der Epithelschicht ist für alle Amphibien fast dieselbe; sie beträgt nämlich im Durchschnitt 0,020 bis 0,025 mm. Wenn wir nun berücksichtigen, dass die Dimensionen des Querschnittes des Markes in der Reihe der Amphibien, von unten nach oben, wie wir früher sahen, beständig wachsen und zwar in nicht unbedeutendem Masse, so kommen wir zu der Thatsache, dass die Breite des Epithelringes im Verhältniss zur Grösse des Querschnittes in der genannten Reihe von unten nach oben ununterbrochen geringer wird.

So ist, um das Gesagte durch ein Beispiel zu erläutern, das Verhältniss, in welchem die Breite jenes Epithels zu der des ganzen Querschnittes steht, bei Triton cristatus 1 : 45, bei Rana aber nur noch 1 : 80.

---

1) Dr. Schönn, Ueber das angebliche Epithel des Rückenmark-Centralkanals. Stettin 1865.

Die einzelnen Zellen des Epithels liegen ausserordentlich dicht an einander gedrängt. Ihre Hauptmasse wird von den stark granulirten Kernen gebildet; ja der Protoplasmaleib ist so gering entwickelt, dass man auch mit den besten Hülfsmitteln fast immer nur die Kerne sieht. Ob letzteres seinen Grund wirklich nur in der dichten Lage der Zellen und der relativen Kleinheit des Plasmamantels hat und nicht vielleicht auch darin, dass letzterer durch die Einwirkung der angewandten Reagentien vernichtet oder doch unsichtbar gemacht worden ist, lässt sich schwer entscheiden.

Ein ganz ähnliches Verhältniss zeigen uns übrigens die später zu erörternden sogenannten „Körner" der grauen Substanz. Bei diesen aber weist uns wenigstens ein bei geeigneter Behandlungsweise stets deutlich hervortretender blasser Hof auf den ehemaligen zarten Plasmaleib hin. Die Epithelkerne haben mir jedoch auch diesen Hof niemals gezeigt, so dass schliesslich nichts übrig bleibt, was an das Zellplasma erinnert, als die feinen, radiären, in die graue Substanz hineinstrahlenden und hier sehr bald sich verlierenden Fortsätze. Und auch diese sind, wie ich ausdrücklich hervorhebe, durchaus nicht so allgemein nachzuweisen und so regelmässig, wie es nach den Zeichnungen, die Reissner für die Batrachier und Stieda für Siredon giebt, erscheinen könnte.

Wir werden später Gelegenheit haben, noch einmal auf diese Fortsätze zurückzukommen, und kehren jetzt zu den Kernen selbst zurück, um Aussehen, Gestalt und Grösse derselben zu betrachten.

Was zunächst das Aussehen anlangt, so bilden die Epithelialkerne in gefärbten Schnitten stets die dunkelsten Elemente, weil sie sehr stark und grob granulirt sind und ansehnliche Mengen der sogenannten Chromatinsubstanz enthalten. Ein Kernkörperchen fehlt nie, auch sind Fälle nicht selten, wo man deren zwei erblicken kann. Obgleich die Gestalt der Kerne, die nach der vorhin angestellten Erörterung mit der Gestalt der Zellen selbst übereinstimmt, im Allgemeinen dieselbe ist, die wir bei den Cylinderepithelzellen überhaupt antreffen, so kommen doch vielfach auch

Abweichungen davon vor, so dass nicht selten z. B. birn- und spindelförmige Zellen zu bemerken sind. Freilich sind letztere durch den aus der dichten Lage resultirenden Seitendruck sehr leicht zu erklären. Auch runde Zellen sind keine Seltenheit.

Die erwähnten spindel- und birnförmigen Zellen sind besonders, und zwar in ganz bedeutender Länge, in den nach den beiden Fissuren gerichteten Radien zu treffen. Das zugespitzte Ende liegt bald dem Centrum, bald der Peripherie zu.

Am typischsten sind die einzelnen Zellen des Cylinderepithels ausgeprägt bei den Caudaten, wie ein Blick auf die beigegebenen Abbildungen lehrt. Bei den höheren Batrachiern hat sich der scharfe Charakter mehr verwischt. Die Zellen oder vielmehr ihre Kerne nähern sich der Kreisgestalt, die Nucleoli sind weniger deutlich, die Granulirung wird feiner und bei den Bufoniden ist schliesslich auch die gedrängte Lage und die einschichtige Anordnung verloren gegangen. Die Pelobatiden stehen hinsichtlich des Aussehens der Epithelkerne in der Mitte zwischen den Caudaten und den höhern Batrachiern.

Die regelmässige Anordnung der Elemente des centralen Epithels, welche Stieda vom Rückenmark des Axolotl in Wort und Bild behauptet, kann ich nach meinen Untersuchungen nicht in gleichem Masse betonen. So viel ist allerdings richtig, dass gerade bei Siredon häufiger als bei den andern geschwänzten Amphibien das Auftreten mehrerer Zellen hinter einander in derselben Ebene gefunden wird. Ebenso scheint mir die Darstellung des Epithels bei Proteus von Klausner etwas sehr schematisirt, doch erlaube ich mir darüber kein bestimmtes Urtheil, da mir von Proteus nur ein einziges Exemplar zu Gebote stand, welches überdies mit Chromsäure behandelt war.

Sehen wir uns schliesslich noch nach der Grösse der epithelialen Kerne um, so werden wir, wenn wir den Gesammteindruck, den wir von den verschiedenen Arten erhalten, in's Auge fassen, nicht leugnen können, dass uns wiederum eine zusammenhängende Reihe entgegentritt. Am grössten sind die Kerne bei den Caudaten, dann folgen die

Salamander, die Pelobatiden, die Raniden und endlich die Bufoniden.

Die Grössenabnahme der Epithelzellkerne in aufsteigender Reihe ist bedingt und begleitet von einer Vermehrung durch Theilung.

Ich verzichte darauf, genauere Masse anzugeben, da die sehr schwankenden Dimensionen im Allgemeinen dieselben Zahlen gaben, wie ich sie später für die „Körner" anführen werde.

Auf die muthmasslichen Funktionen des Centralkanals komme ich an anderer Stelle zu reden.

Die grossen Nervenzellen.

In den bei allen Amphibien vorhandenen ventralen Hörnern oder, wie wir sie noch genannt haben, in den beiden Regionen der grossen Nervenzellen finden sich ausnahmslos grosse, typische Nerven- oder Ganglienzellen mit Kern, Leib und Fortsätzen.

Viele Forscher (Bidder, Reissner etc.) sprechen diesen Zellen eine Membran ab. Nach meinen Erfahrungen kann ich mich dieser Ansicht vollkommen anschliessen, wenigstens ist es mir nie gelungen, scharfe Contouren zu sehen: die Nervenzellen der Amphibien liegen hüllenlos in der Grundsubstanz.

Das zarte, blasse Protoplasma der Zelle erscheint bisweilen durchaus homogen, bisweilen aber ist eine feine Punktirung nicht zu verkennen. Um den scharf begrenzten Kern herum sieht man an guten Präparaten und mit scharfen Systemen immer eine schmale Zone, die blässer ist als das übrige Plasma und wahrscheinlich eine besondere Differenzirung des letzteren darstellt.

Die Gestalt des Kernes ist fast nie diejenige eines Kreises, sondern nähert sich meist etwas der der Ellipsenform. Der Nucleolus ist stets und zwar in Form eines stark lichtbrechenden Körperchens sichtbar, oft, besonders in längeren Kernen, existiren deren auch zwei.

Die Grösse der Kerne schwankt zwischen 0,020 und 0,012 mm. Ich komme in einer speziellen Tabelle auf sie zurück.

Ueber die Grössenverhältnisse der ganzen Zelle irgend welche Angaben zu machen, halte ich für unzweckmässig und überflüssig, da der Abgang der Fortsätze durchaus nicht in regelmässiger Weise erfolgt und man daher das Gebiet der eigentlichen Zelle im Gegensatz zu dem der Fortsätze zum Zwecke einer Messung sehr willkürlich abgrenzen müsste.

Die Zahl der Fortsätze ist verschieden, ich habe sie auf Schnitten zwischen 2 und 5 schwankend gefunden. Da jedoch nicht alle Fortsätze, die eine Zelle hat, in einer Ebene liegen und man also mit einem einzigen Schnitt kaum einmal alle treffen wird, so dürfte es überhaupt schwer sein, die Zahl der Fortsätze genau zu bestimmen. Daher möchte ich auch die Existenz von Nervenzellen mit einem oder mit gar keinem Fortsatze, wie sie auf Querschnitten gar nicht selten erscheinen, leugnen; häufig dagegen mögen spindelförmige, d. h. also mit zwei Fortsätzen versehene Nervenzellen sein.

Zwei- oder selbst Dreitheilung der einzelnen Fortsätze habe ich bei allen Amphibien mit Leichtigkeit beobachten können, nicht aber ein Auslaufen in immer feinere Fäserchen nach vorhergegangener, mehrfacher Verästelung, welches Kölliker und nach diesem noch andere Forscher den Fortsätzen zugesprochen haben.

Die Richtung der Ausläufer ist eine verschiedene; eine Reihe derselben zieht nach der gekreuzten Commissur, welche, wie wir bald sehen werden, bei allen Amphibien vorhanden ist, und hier habe ich den unmittelbaren Uebergang von Zellfortsätzen in Nervenfasern nicht selten beobachtet, besonders bei Rana und Salamandra. Eine zweite Reihe strahlt aus dem ventralen Horn direkt in radiärer Richtung in die weisse Substanz aus und eine dritte wendet sich der dorsalen Seite zu. Die radiären Fortsätze sind oft weit in die weisse Substanz hinein zu verfolgen, aber ich habe sie nicht in die ventralen Nervenwurzeln übergehen sehen; ich stimme daher mit der Ansicht einiger

Autoren überein, nach welcher sie umbiegen und zu Längsfasern der weissen Substanz werden. Die dorsalwärts ziehenden Fortsätze verliert man bald aus den Augen; vielleicht dienen sie nur dazu, dorsale und ventrale Seite der grauen Substanz zu verbinden, möglich auch, dass sie seitlich in die weisse Substanz übertreten, um hier ebenfalls zu Längfasern zu werden. Ausser diesen drei Hauptrichtungen der Zellfortsätze kommen aber auch alle Zwischenrichtungen vor.

Anastomosen zwischen den einzelnen Nervenzellen werden von Stieda geleugnet, Reissner giebt zu, dass seine Bemühungen, solche für die Batrachier nachzuweisen, von nur geringem Erfolge gekrönt gewesen sind. Ich selbst muss gestehen, dass ich trotz vieler Mühe und zahlreicher Schnitte, die ich durchmustert, eine solche Verbindung nie mit Sicherheit gesehen habe. Wenn ich nun auch die Existenz solcher Anastomosen nicht geradezu in Abrede stellen will, so muss ich doch für die Amphibien die Behauptung Bidders ganz entschieden zurückweisen, dass „Beispiele solcher Commissuren und Brücken zwischen benachbarten Zellen fasst jedes Rückenmarksegment darbietet."

Bemerken möchte ich hierzu noch, dass durch die Einwirkung der Chromsäure zwischen den Nervenzellen die schönsten künstlichen Anastomosen entstehen, die einen sehr leicht irre leiten können.

Es bleibt nun noch übrig, einen Blick auf Zahl und Lagerung der Nervenzellen zu werfen.

Die Zahl schwankt sowohl bei den verschiedenen Arten als auch in den einzelnen Regionen desselben Thieres. Wenn wir indessen aus einer Reihe von Schnitten durch die Brustregion für die darin gefundenen Nervenzellen die Durchschnittszahl ziehen, so ergiebt sich für Menopoma und Proteus 3—4, für Axolotl, Triton und Salamander 4—7, für die Batrachier aber 7—12 und noch mehr.

Ueber die Topographie der Nervenzellen in den centralen Hörnern lässt sich ein bestimmtes Gesetz nicht aufstellen. Bei den Caudaten liegen sie, wie ein Blick auf die Abbildungen zeigt, im peripherischen Theil der Hörner

und die äusserste Stelle nimmt in fast allen Fällen eine besonders grosse, mit vielen, meist verzweigten Ausläufern versehene Ganglienzelle ein. Bei den Batrachiern liegen sie mehr im Innern der Hörner, bald völlig regellos, bald mehr oder weniger parallel angeordnet, ohne dass es möglich wäre, auf diese wechselnde Anordnung einen Unterschied zwischen den einzelnen Batrachierarten zu begründen.

Die Kerne oder Körner der grauen Substanz.

Eine dritte Gruppe zelliger Elemente, die in der grauen Substanz vorkommen, wird von den sogenannten „Kernen" oder „Körnern" gebildet, jenen runden Gebilden, welche eine so verschiedene Beurtheilung gefunden haben und von Reissner mit dem Namen der „Kornzellen" belegt worden sind.

Sie finden sich ausnahmslos bei den Amphibien und zwar in grosser Anzahl eingelagert in die Substanz der peripherischen Lagen, weniger in der zwischen letzteren und der Epithelschicht gelegenen Zone, die wir als Reticulum bezeichneten. Auch in der weissen Substanz kommen sie mehr oder weniger zahlreich vor.

Wir haben es in den Körnern mit scharf contourirten Zellkernen zu thun, die, was den Grad der Tinktion anlangt, zwischen den Nerven- und den Epithelzellkernen stehen. Die stets vorhandene Granulirung hält dieselbe Mitte ein. Das Kernkörperchen fehlt nie.

Sind nun aber auch die Kerne bei allen Amphibien, sowohl in der weissen als in der grauen Subtanz, vorhanden, so ist ihre Grösse doch bei den einzelnen Arten eine ganz verschiedene. Sehr bald aber erblicken wir Gesetz in dieser Verschiedenheit: Die einzelnen Spezies ordnen sich auch von diesem Gesichtspunkte aus zu der aufgestellten Entwicklungsreihe.

Die grössten Körner haben die Caudaten, da der Durchmesser hier zwischen 0,010 und 0,014 mm schwankt. Wie aus der später folgenden Tabelle hervorgeht, ergiebt sich

dabei die überraschende Thatsache, dass die Nervenzellkerne und die Körner nur wenig von einander in ihrer Grösse differiren. Auch im Aussehen gleichen sich beide so sehr, dass man von manchen dieser Gebilde, wenn sie in der Region der grossen Nervenzellen liegen, nicht zu entscheiden vermag, ob sie zu den Körnern gehören, oder ob man es mit Nervenzellkernen zu thun hat, deren Plasmaleib nicht mehr erkennbar ist. Von den Epithelzellkernen unterscheiden sich die Körner weniger durch ihr Aussehen, wohl aber durch die runde Gestalt. Dabei will ich übrigens nicht vergessen zu bemerken, dass bei den Urodelen neben den grossen auch sehr kleine Körner vorkommen, die dann mehr und mehr ein homogenes Aussehen annehmen. Die Entwicklungsgeschichte lehrt uns, dass die kleinen aus den grossen hervorgehen. Aber auch ohne die Entwicklungsgeschichte erkennt man leicht, dass zwischen beiden nur ein gradueller Unterschied besteht, da wir oft in einem einzigen Schnitte alle Uebergangsformen vom grössten [granulirten] bis zum kleinsten [fast homogenen] Korn vor uns haben.

Bei den Raniden und den Bufoniden gestaltet sich die Sache anders. Hier sind die Körner viel kleiner; ihr Durchmesser beträgt nur etwa 0,008 mm und der Grössenunterschied zwischen ihnen und den Nervenzellkernen ist ein ganz bedeutender. Ausserdem ist der Nucleolus undeutlicher, die Granulirung feiner geworden. Das Aussehen ist also auch hier dem der Epithelzellkerne sehr ähnlich.

Die Zahl der Körner auf einem Schnitt ist bei den höheren Batrachiern viel grösser als bei den Urodelen.

Der grosse Unterschied, der sich uns darbietet, wenn wir unter dem Mikroskope den Rückenmarksquerschnitt eines Frosches einerseits und eines Caudaten anderseits betrachten, wird in erster Linie bedingt und verursacht durch die Körner. Bei den einen sind sie zahlreich, klein, den Nervenzellkernen völlig ungleich und ihr Charakter als Zellkerne kommt nicht ohne weiteres zum Ausdruck; bei den anderen dagegen sind sie viel weniger zahlreich, gross, von den Nervenzellkernen kaum unterscheidbar und

auf den ersten Blick als wohlausgebildete, deutliche Zellkerne erkennbar.

Allein so wichtig und weitgehend dieser Unterschied zu sein scheint, er verliert doch viel von seiner Bedeutung, wenn wir die Rückenmarksschnitte eines Pelobatiden betrachten. Hier nehmen die Körner in Bezug auf alle die hier erwähnten Verhältnisse, auf Grösse, Zahl, Aussehen und Charakter, eine vollständige Mittelstellung ein zwischen Raniden und Urodelen: Der oben angeführte Unterschied ist kein prinzipieller mehr, höchstens noch ein durch verschieden weit gehende Entwicklung bedingter gradueller.

Ich möchte dies durch einige Zahlen belegen und habe zu diesem Zwecke die folgende Tabelle zusammengestellt. Dieselbe giebt in der ersten Columne die Grösse der Körner, in der zweiten die der Nervenzellkerne und in der dritten das Verhältniss beider zu einander, ausgedrückt durch einen Quotienten aus den beiden Grössen. Diese Quotienten ordnen sich wiederum zu der schon oft citirten Reihe; wir sehen, dass die Pelobatiden zwischen den höheren Batrachiern und den Caudaten stehen.

		Grösse der Körner	Grösse der Nervenzellkerne	= Quotient.
höhere Batr.	Bufo . . .	0,0076	0,0204	0,37
	Rana . . .	0,0080	0,0200	0,40
Pelobatiden	Pelobates . .	0,0077	0,0127	0,60
	Bombinator .	0,0085	0,0136	0,63
Caudaten	Salamander .	0,0136	0,0170	0,80
	Tr. crist. . .	0,0127	0,0155	0,82
	Tr. taen. . .	0,0102	0,0120	0,85

Dass die Körner wirkliche Zellkerne sind, als welche ich sie bisher behandelt habe, kann keinem Zweifel unterliegen, wenn auch der zugehörige Protoplasmaleib zunächst nicht sichtbar ist. Ueber das Schicksal des letzteren kann

man zweierlei Ansicht sein: entweder er ist schon während des Lebens in die Grundmasse der grauen Substanz übergegangen, oder er ist durch die Einwirkung der Reagentien zerstört, resp. unsichtbar geworden. Ein bestimmtes Urtheil wage ich nicht zu geben; sehr viel Wahrscheinlichkeit hat aber das letztere Verhalten für sich. Wenn ich nämlich nach dem Schneiden das Rückenmark nicht der Einwirkung von Farbstoffen aussetzte, sondern nur mit Benzol behandelte, dann konnte ich um manche der Körner einen zarten Ring als Ausdruck einer Zellgrenze, häufiger noch einen schmalen blassen Plasmahof wahrnehmen, welch letzteren man vielleicht als einen dünnen, den Kern umgebenden Zellenleib in Anspruch nehmen darf. Diese Schicht umgiebt dann den Kern meist kugelförmig, oft aber zeigen sich auch Ecken, bisweilen, wenngleich selten, sogar kurze Ausläufer, von denen es wiederum äusserst schwer ist, zu entscheiden, ob es natürliche Gebilde oder Artefacte sind. Das letztere wäre bei der zarten Beschaffenheit, die wir dem Plasmamantel zusprechen müssen, sehr leicht erklärlich.

Solche Gebilde, ich will das gleich hier einschieben, d. h. Körner, welche von einem schmalen, mit Ausläufern versehenen Plasmahof umgeben sind, sind es wohl auch, die man bei den Amphibien als „kleine Nervenzellen" beschrieben hat. Ob man ein Recht dazu hat, ist eine andere Frage; ich wenigstens habe bei vorurtheilsfreier Betrachtung nirgends kleine Nervenzellen von der typischen Gestalt und dem charakteristischen Aussehen der grossen constatiren können, weder in der Gegend der dorsalen Hörner, noch irgend wo anders, obgleich ich viele gute und klare Präparate, in denen alle andern Details ausgezeichnet erhalten waren, daraufhin durchforscht habe. Höchstens fand ich hier und da in den dorsalen Hörnern, oder, wo diese nicht vorhanden sind, in der Gegend derselben Körner von besonderer Grösse mit sehr deutlichem Plasmahof und mit klarem Nucleolus. Obgleich Stieda und Reissner kleine, meist bipolare Nervenzellen in geringer Zahl in den Hinterhörnern und anderen Gegenden der grauen Substanz beschreiben, muss ich nach meinen Untersuchungen die

Existenz solcher Zellen für die Amphibien entschieden in Abrede stellen. Zu entscheiden, ob Bidder ein Recht hat, sie auch für Vögel und Säugethiere zu leugnen, ist hier nicht der Ort. Doch kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zu unserem Thema zurück.

Wir haben gesehen, dass die Körner, besonders bei den Caudaten, mit den Nervenzellkernen eine grosse Aehnlichkeit haben. An der Hand der Entwicklungsgeschichte erhält diese Thatsache ihre Erklärung, denn diese belehrt uns, wie das später noch specieller dargestellt werden wird, dass die Nervenzellen, die Zellen der grauen Substanz, d. h. die zu den Körnern gehörenden Zellen, deren Leiber zu Grunde gegangen sind, und auch die Epithelzellen aus ganz gleichwerthigen Gewebselementen hervorgehen. Es giebt im Larvenleben aller Amphibien ein Stadium, in dem die graue Substanz noch keinerlei Differenzirung zeigt, sondern aus einem Gewebe gleichartiger Zellen besteht. Diese Zellen metamorphosiren sich im Laufe der Larvenentwickelung theils zu Epithelzellen, theils zu grossen Nervenzellen, theils zu den Zellen der grauen Substanz, deren Kerne die „Körner" repräsentiren. Diese Metamorphose geht verschieden weit, so dass sich jene drei Arten von Zellelementen bei den Caudaten am ähnlichsten bleiben, bei den Raniden und den Bufoniden aber am differentesten erscheinen. Die Pelobatiden vermitteln den Uebergang.[1])

Von einer ausführlichen Besprechung der reichhaltigen Literatur, in welcher der Gegenstand der „Körner" mit in Betracht gezogen wird, allerdings nicht allein in Bezug auf die Amphibien, sondern auch in Bezug auf andere Wirbelthierklassen, sehe ich hier ab. Nur muss ich, was

1) Es liegt die Idee sehr nahe, dass bei den höheren Thierklassen die oben geschilderte Metamorphose immer weiter geht, dergestalt, dass ein Theil der Körner zu „kleinen Nervenzellen" wird, die anderen aber ihren Zellkerncharakter immer mehr und mehr verlieren, bis sie schliesslich Bindegewebs-Körperchen sehr ähnlich sind. Man braucht nur einen guten Querschnitt durch ein Chelonierrückenmark unter dem Mikroskope zu betrachten, um unwillkürlich auf diese Idee zu kommen.

sich nach den vorausgegangenen Darlegungen freilich von selbst versteht, noch einmal hervorheben, dass wir nicht das geringste Recht haben, die „Körner", wie viele Forscher bis in die neueste Zeit gethan haben, als Bindegewebskörperchen zu bezeichnen. Wenn man den Sachverhalt nur von Fröschen und Kröten kennt, ist diese Deutung vielleicht erklärlich, weil eben hier die Körner durch die Metamorphose stark rückgebildet sind. Unerklärlicher schon ist es mir, wie z. B. Mason bei derselben Deutung bleiben konnte, nachdem er die Abbildungen von Siren und Menopoma gegeben hatte. In denselben sind die Körner von den Nervenzellkernen kaum merklich unterscheidbar und genau so wiedergegeben, wie ich sie für die niederen Amphibien beschrieben habe. Im Texte findet die aus dem Bilde ersichtliche Aehnlichkeit allerdings keine Berücksichtigung.

Ich habe für die zuletzt besprochenen Gebilde immer den Ausdruck „Körner" gebraucht, theils der Kürze, theils des Herkommens wegen. Da aber dieser Ausdruck nur sehr wenig den Begriff des Zellkernes in sich schliesst, vielmehr sehr an den Begriff des Bindegewebskörperchens erinnert, so möchte ich mir am Schlusse dieses Capitels erlauben, vorzuschlagen, die Körner als „Kerne der grauen Substanz" (oder kürzer als „graue Kerne") zu bezeichnen. Die zugehörigen Zellen hiessen dann „Zellen der grauen Substanz" (oder kurz „graue Zellen").[1])

Die Grundmasse der grauen Substanz.

Ueber die Grundmasse, in welche die bis jetzt besprochenen zelligen Elemente der grauen Substanz eingebettet sind, existiren im grossen und ganzen zwei Ansichten. Die einen schreiben ihr eine structurlose, granulirte, die andern eine netzwerkartige Beschaffenheit zu.

Was meine Untersuchung anlangt, so fand ich bei den Batrachiern die Grundsubstanz auf guten Schnitten immer

1) Die Entwicklungsgeschichte rechtfertigt, wie wir noch sehen werden, diese Bezeichnungen vollständig.

fein granulirt, bei den Caudaten jedoch netzförmig, wie ich es auch für Salamandra gezeichnet habe. Da mir jedoch auf nicht zu dünnen Schnitten, besonders wenn selbe nicht gefärbt, sondern nur mit Benzol behandelt worden waren, die Grundmasse der grauen Substanz auch für die Urodelen bisweilen, sei es in ganzer Ausdehnung, sei es nur theilweise, nicht netzartig, sondern granulirt erschien, so liegt der Schluss nahe, dass die netzartige Structur da, wo sie auftritt, nur eine durch die Reagentien verursachte Bildung ist. Ich kann mich deshalb auch der Ansicht nicht verschliessen, dass die Grundmasse der grauen Substanz bei allen Amphibien einen zarten, gallertartigen, granulirten Charakter besitzt.

Die Entstehung dieser Masse bespreche ich später. Ich muss jedoch hier schon hervorheben, dass wir sie nicht als Bindegewebe bezeichnen dürfen; sie ist vielmehr als ein Abscheidungs- oder Zerstörungsprodukt der „Zellen“ oder „Kerne“ der grauen Substanz aufzufassen und als solches wie die zelligen Elemente der grauen Substanz ectodermalen Ursprungs.

Die Behauptung einiger Forscher (Bidder, Ofsianikof, Stieda etc.), dass die graue Substanz nichts sei, als „ein gefässreiches Bindegewebslager für gewisse Nervenelemente“, ist also ganz unbedingt zurückzuweisen, wenn ich auch nicht leugnen will, dass einige jener Bindegewebsstränge, die von der Pia mater in die weisse Substanz vordringen (siehe diese), selbst bis in die graue Centralmasse hinein gelangen können.

Die Substantia reticularis, welche Reissner als aufrechtstehende Ellipse dorsalwärts vom Centralkanal ausführlich beschrieben hat, ist bei allen Batrachiern in der von genanntem Forscher beschriebenen Weise vorhanden. Sie ist ganz allgemein durch hellere Färbung ausgezeichnet. Ob sie ihren Namen mit Recht trägt, fragt sich, da für sie dasselbe gilt wie für die Grundmasse im allgemeinen.

Bei den Caudaten ist die Differenzirung der grauen Substanz zu einer Substantia reticularis, wie solche bei den Batrachiern auftritt, nicht zu finden.

Durch die verschiedene Vertheilung der „Körner“ in der Grundmasse kommen die eingangs erwähnten Zonen zu Stande, die äussere zellenreiche und die innere zellenlose oder doch zellenarme. Bei den Batrachiern bildet die innere Zone nur einen schmalen Saum um den centralen Kanal, bei den Caudaten aber ist sie breiter und erstreckt sich oft sogar flügelartig zu beiden Seiten nach den ventralen Hörnern hin.

Ganz allgemein ist für die Amphibien die Erscheinung, dass sich in der unterhalb des Centralkanals liegenden Region der grauen Substanz keine Zellen vorfinden. Auch ist hier die Granulirung der Grundmasse ebenso wie in den Regionen der Nervenzellen immer sehr klar und deutlich.

Von den zuletzt geschilderten topographischen Verhältnissen werden die Zeichnungen eine bessere Vorstellung geben, als die Beschreibung es vermag.

Die Ränder, welche die graue Substanz umsäumen, sind nicht glatt, sondern vielfach in Fortsätze ausgezogen, welche in die weisse Substanz strahlenförmig hineindringen. Die letzteren sind besonders zahlreich und lang in der Gegend der ventralen Hörner und bei den ungeschwänzten Amphibien mehr ausgebildet als bei den geschwänzten.

Bei allen Urodelen mit Ausnahme der Sal. erstreckt sich vom oberen Rand der grauen Substanz auf jeder Seite nicht allzuweit von der Mittellinie ein ziemlich breiter Fortsatz der Grundmasse in die weisse Substanz hinein. Da diese Gebilde keine zelligen Elemente in sich tragen, habe ich davon abgesehen, sie als dorsale Hörner in Anspruch zu nehmen, wie es Stieda thut. Möglich ist es allerdings, dass sie gewissermassen die ersten Andeutungen der hinteren Hörner sind.

Die Faserzüge der grauen Substanz.

Fünf Faserzüge kehren bei allen Amphibien regelmässig, wenn auch nicht gleich deutlich wieder: Ein ventraler Zug, der vom Centralkanal nach dem Sulcus longitudinalis inferior geht, zwei laterale Züge, die sich vom

Centralkanal aus nach den beiden Regionen der Nervenzellen hinziehen und endlich die beiden Züge der gekreuzten Commissur.

Die Fasern, die den ventralen Zug bilden, sind verschieden zahlreich, nie doppelt contourirt und der Art angeordnet, dass sie sich fast immer den Rändern der ventralen Fissur anlegen.

Die beiden lateralen Stränge sind von Reissner und Stieda nicht erwähnt worden, Mason hat sie sehr schön und deutlich in seinen Photographien von Siren und Menopoma abgebildet, thut ihrer im Texte aber keine Erwähnung. Klausner hingegen zeichnet und beschreibt sie für Proteus; doch giebt er ihnen eine nach meinen Erfahrungen falsche Deutung, denn er lässt aus ihnen das ganze Reticulum (innere, zellenarme Zone) hervorgehen. Ich habe die Fasern, die diese lateralen Züge bilden, immer bis in die Regionen der Nervenzellen hinein verfolgen können. Hier erst entschwinden sie allmälig dem Auge. Ihren Anfang nehmen sie rechts und links vom Centralkanal. Bisweilen, aber nicht allzuhäufig, habe ich sogar Fortsätze von Epithelzellen direkt in Fasern dieser Züge übergehen sehen. Die letzteren erscheinen übrigens nicht selten doppelt contourirt.

Es ist hiernach nicht schwer in den lateralen Commissuren Verbindungen zwischen dem Centralkanal und den Nervenzellregionen zu sehen. Es muss für sie daher ein nervöser Charakter in Anspruch genommen werden. Wenn aber eine derartige nervöse Verbindung irgend einen Sinn haben soll, so folgt aus der ersten Behauptung unmittelbar eine zweite, nämlich die, dass auch die Epithelzellen ganz oder theilweise nervöser Natur sind, d. h. dass sie sich in irgend welcher Weise an der für das Rückenmark charakteristischen physiologischen Thätigkeit betheiligen. Später werden wir sogar sehen, dass der Centralkanal unter gewissen Umständen das einzige nervöse Element des Rückenmarkes abgiebt.

Diese Anschauung vom Charakter des Epithels widerspricht freilich der bislang gültigen Auffassung, ist aber durchaus nicht neuen Datums. Hannover sagt in seinem

Werke über die Textur des Nervensystems pag. 20: „Tout l'interieur de la cavité des lobes anterieurs est couvert des cellules coniques . . . . dont l'extremité pointée d'où il sort des fibres, regarde le dehors. — Je considère ces cellules comme veritables cellules cerebrales, et non comme un epithelium à cause des fibres, qui en naissent.“ Bidder tritt dieser Ansicht entgegen, indem er sagt: „Es dürfte nicht zweifelhaft sein, dass diese Deutung gegenwärtig aufgegeben werden muss, da im Gegentheil die Fasern nicht obgleich, sondern weil sie von Epithelzellen ausgehen, nicht Nervenfasern sind.“ Bidder spricht also dem Epithel die Möglichkeit, als nervöses Element fungiren zu können, rundweg ab. Den Grund dafür kann ich nicht einsehen. Wenn wir die von mir beschriebenen, nervösen, lateralen Commissuren in Betracht ziehen und uns erinnern, dass die Epithelzellen und die Nervenzellen desselben Ursprungs sind und erst im Larvenleben sich differenziren, dann wird es uns weniger befremden, als es auf den ersten Blick allerdings der Fall ist, in den Epithelzellen nervöse Elemente zu erkennen[1]). Wenn allerdings neuerdings Klausner in seiner Abhandlung über den Proteus im Centralkanal „ein centrales Nervensystem“ erblickt, so mag dieser Ausdruck doch etwas zu weitgehend erscheinen.

Die beiden ventralen Züge — d. h. die beiden Faserzüge, welche die ventrale oder gekreuzte Commissur bilden — sind bei den Batrachiern sehr leicht zu erkennen, weil hier die Fasern sehr zahlreich sind. Sehr spärlich dagegen und daher oft nur mit Mühe auffindbar sind die letzteren bei den Caudaten. Doch lässt sich auch für diese durch Combination verschiedener Querschnittsbilder ihre Existenz unzweifelhaft nachweisen.

Der Verlauf der Fasern auf dem Querschnitt ist folgender. Dieselben sammeln sich in der Region der Nervenzellen, treten am ventralen Rand der grauen Substanz in die weisse über, ziehen sich nach der zwischen Centralkanal und ventraler Fissur gelegenen Region hin, gelangen

1) Uebrigens hat auch das Nervensystem der Coelenteraten einen völlig epithelialen Charakter.

hier mit den von der anderen Seite herüber kommenden Fasern zur Kreuzung, indem sie die sogenannte graue oder gekreuzte Commissur bilden, gehen nach der Kreuzung in die weisse Substanz der anderen Seite über und breiten sich hier in dem zwischen ventralem Horn und ventraler Fissur gelegenen Winkel fächerförmig aus, um dem Auge bald zu entschwinden.

Den complicirten aber schön schematischen Verlauf, den die die gekreuzte Commissur bildenden Fasern sowohl in der grauen, als auch in der weissen Substanz nach Reissner's Zeichnung nehmen sollen, habe ich nicht finden können. Ebensowenig kann ich Bidder beistimmen, wenn er die Fasern nach der Kreuzung wieder in das Horn der andern Seite eintreten lässt, so dass also die graue Commissur eine Verbindung der Nervenzellen beider Rückenmarkshälften darstellte. Nach meiner Ansicht ist die fragliche Commissur vielmehr eine Verbindung der Nervenzellen einer Seite mit den Längsfasern der weissen Substanz der anderen, während die Verbindung mit denen derselben Seite, wie wir früher sahen, durch direkte Ausstrahlung radiärer Zellfortsätze vermittelt ist.

Ueber den nervösen Charakter dieser Commissur kann ein Zweifel nicht obwalten, denn viele Fasern zeigen doppelte Contouren und einige Male sah ich auch solche Fasern direkt aus Nervenzellen hervorgehen.

Was die dorsale Fissur betrifft, so ist eine solche, wenn man darunter einen Faserzug versteht und nicht, wie einige Forscher thun, die blosse Verbindung der grauen Substanz beider Rückenmarkshälften oberhalb des Canalis centralis, für gewöhnlich nicht nachweisbar. Nur bei einigen Caudaten (besonders Sal. und Triton) habe ich längs des dorsalen Randes der grauen Substanz einen deutlichen Faserstrang bemerkt, der sich zu beiden Seiten nach oben biegt, theilt und in der weissen Substanz verschwindet.

Die weisse Substanz.

Die weisse Substanz hat ebenfalls eine Grundmasse, die jedoch von der der grauen Substanz weit verschieden

ist, denn sie ist ganz entschieden bindegeweblicher Natur und in sofern dem Rückenmark etwas Fremdes, als sie nicht von den Elementen dieses Organes selbst gebildet wird, wie die graue Grundmasse, sondern von aussen stammt. Von der Pia mater nämlich dringen zahlreiche längsverlaufende Lamellen centralwärts in die weisse Substanz ein und bilden hier sich vielfach verzweigend ein Netz, in dessen Maschen die längsverlaufenden Nervenfasern eingebettet liegen. Auf dem Querschnitt erscheinen die Lamellen von wechselnder Stärke. Da, wo graue und weisse Substanz aneinander stossen, gehen die beiden Grundmassen scheinbar in einander über.

Ausser den Gefässen, die ich hier übergehe, wie ich es auch bei der grauen Substanz gethan habe, weil sie nichts Besonderes darbieten, liegen zweierlei Elemente in dem Grundnetz der weissen Substanz: Körner und Nervenfasern.

Von den Körnern der weissen Substanz gilt im allgemeinen dasselbe, was ich von denen der grauen Substanz gesagt habe, nur sind dieselben meist etwas kleiner. Es ist kaum daran zu zweifeln, dass sie erst nachträglich aus der grauen in die weisse Substanz eingewandert sind. Ueber ihre Funktion und ihren Zweck vermag ich nichts zu sagen.

Die longitudinal verlaufenden Nervenfasern sind alle markhaltig, ihr Durchmesser schwankt in den verschiedenen Gegenden des Querschnittes bedeutend. Am grössten ist derselbe bei den Fasern, die zwischen ventralen Hörnern und Fissura inferior liegen, am kleinsten bei denjenigen zu beiden Seiten der von dem Sulcus superior nach dem Centralkanal sich hinziehenden, bindegeweblichen Lamelle. Eine allgemeine Erscheinung ist es, dass die der Peripherie näher gelegenen Fasern einen grösseren Querschnitt haben als die mehr centralwärts sich befindenden. Reissner beschreibt für Siredon und Triton cristatus zu beiden Seiten unter dem Centralkanal je eine besonders starke Faser, ähnlich den Mauthner'schen Fasern der Fische. Ich habe diese Fasern nicht nur hier, sondern auch bei Proteus constatiren können, immer aber nur in der Brustgegend.

Ueber die Nervenwurzeln bin ich zu besonderen Resultaten nicht gekommen. Im allgemeinen ist zu bemerken, dass die dorsalen Wurzeln bedeutend stärker sind als die ventralen, welch letztere oft nur aus einigen wenigen Fasern bestehen, daher bisweilen nur schwer aufzufinden sind.

Wenn wir die ventralen Wurzeln von Aussen nach Innen verfolgen, so laufen sie nach ihrem Eintritt in die weisse Substanz eine kurze Strecke dem unteren Rande der letzteren parallel, biegen dann um und ziehen sich an dem Rande der ventralen Längsfurche nach oben, um nun dem Auge zu entschwinden.

Die dorsalen Wurzeln theilen sich, in derselben Richtung verfolgt, nach dem Eintritt in mehrere Bündel von Fasern, von denen das eine sich am oberen Rande nach der Fissura superior hinzieht, die anderen aber centralwärts umbiegen und sich nach der Gegend der dorsalen Hörner erstrecken, ohne diese jedoch zu erreichen. Bindegewebe und Körner liegen vielfach in der Bahn dieser Wurzeln.

Direkte Uebergänge von Fasern oder Zellfortsätzen der grauen Substanz in die Bahnen der motorischen oder sensiblen Nervenwurzeln habe ich nie mit Bestimmtheit gesehen. Wenn ich nun auch einen solchen direkten Uebergang nicht für unmöglich halte, so neige ich mich doch sehr der Ansicht zu, dass alle Nervenwurzelfasern der Hauptmasse nach zunächst Längsfasern der weissen Substanz sind, die in ihrem Verlaufe allmälig aus der longitudinalen in die horizontale Richtung übergegangen sind.

Die Rückenmarkshüllen.

Die Innenwand des Rückenkanales wird von der Dura mater ausgekleidet. Dem Marke dicht an liegt die gefässreiche Pia mater, von der, wie wir früher sahen, Aeste in die weisse Substanz gehen. Zwischen Pia und Dura mater liegt, von beiden nicht deutlich getrennt, ein faltiges, durch den Schnitt meist zerstörtes Gewebe, welches zu wenig differen-

zirt und von den beiden andern Häuten zu wenig gesondert ist, um als besondere Haut bezeichnet zu werden.

Dass alle diese Häute dem Bindegewebe angehören, ist allgemein anerkannt. Die Entwicklungsgeschichte liefert dazu den sichersten Nachweis.

II. Theil.

Die Metamorphose des Rückenmarkes während des Larvenlebens.

Metamorphose des Rückenmarkes von Tr. taen.

Die jüngsten Larvenstadien, deren ich von diesem Thiere habhaft werden konnte, waren 6,5 mm lang.

Obgleich sich diese Geschöpfe schon äusserst lebhaft bewegen, ihrer Beute nachgehen und auf jede Berührung reagiren, mit einem Worte, schon deutlich reflectorische psychische Function entfalten, soweit man von letzterer bei diesen Thieren überhaupt sprechen kann, so zeigt doch das Rückenmark einen gegen alle Erwartung auffallend embryonalen Charakter.

Der Querschnitt (Tfl. II. Fig. IX) zeigt eine Höhe von 0,098 mm, eine Breite von 0,110 mm. Der ventralwärts liegende Centralkanal hat eine Höhe von 0,0170, eine Breite von 0,012 mm. Der Sulcus inferior ist erst schwach, der Sulcus superior noch gar nicht angedeutet. Die graue Substanz ist nichts als ein dichtes Gewebe vollständig gleichwerthiger, länglicher Zellen von circa 0,012 mm Länge und 0,009 Breite. Der Zelle Hauptmasse bildet der chromatinreiche, stark granulirte, mit einem Nucleolus versehene Kern, während der Plasmaleib so wenig ausgebildet ist, dass er sich dem Auge ganz entzieht.

Von einer Grundsubstanz, von Nervenzellen, von Epithelzellen, von Körnern ist nicht die Rede; alles dies wird sich erst später aus den gegebenen Elementen bilden. Was uns besonders überraschen muss, ist die Thatsache, das auch nicht die geringste Andeutung einer typischen Nervenzelle vorhanden ist, obgleich doch die Funktion des

Rückenmarkes herkömmlicher Weise nicht zum geringsten Theile gerade den Nervenzellen zugeschrieben wird. So auffällig dies auf den ersten Blick auch ist, so erkennen wir bei näherer Ueberlegung darin doch nur eine neue Bestätigung des Satzes oder vielmehr der Wahrheit, dass jede Lebensthätigkeit, die der Organismus und in letzter Instanz die Zelle zu üben vermag, von der Substanz d. h. vom Protoplasma der Zelle und nicht von der Gestalt derselben ausgeht und bedingt wird, dass die Gestalt vielmehr etwas Sekundäres ist, nämlich die Folge einer Anpassung an gewisse äussere oder innere Verhältnisse.

Die weisse Substanz ist während des besprochenen Stadiums ebenfalls schon vorhanden. Sie bildet zu beiden Seiten einen etwa 0,015 mm breiten Streifen und umfasst die graue Substanz ventralwärts durch ein nur schmales Band. Auf der dorsalen Seite hingegen reicht die graue Substanz noch in grosser Strecke bis an die Peripherie.

Das umgebende Bindegewebe hat sich noch nicht zu Rückenmarkshüllen differenzirt. Da auch Blutgefässe noch nicht im Innern nachzuweisen sind, findet die Ernährung wahrscheinlich direkt vom umgebenden Bindegewebe aus statt.

In dem nächsten, von mir beobachteten Stadium (Taf. II. Fig. X) hatten die Larven eine Länge von 13 mm.

Die Durchmesser des Rückenmarkes sind um das Doppelte gewachsen. Die Zellen der grauen Substanz liegen noch eben so dicht wie während des ersten Stadiums, sind aber kleiner und zahlreicher geworden. Die Gleichwerthigkeit ist nur dadurch gestört, dass sich die Epithelzellen zu differenziren beginnen und im Umkreis des Centralkanales rübenförmige Zellen entstehen, deren spitze Enden der Peripherie zugekehrt sind. Von den späteren Nervenzellen ist noch keine Andeutung zu gewahren.

Die weisse Substanz ist nach allen Seiten hin mächtiger geworden. In ihrer ventralen Partie erscheint rechts und links je eine besonders starke Nervenfaser, jenen Fasern analog, die wir bei einigen ausgebildeten Amphibien gefunden haben und schlechthin als Mauthner'sche Fasern bezeichnen wollen. Nervenwurzeln sind schon er-

kennbar; die Fasern der ventralen Wurzeln kann man bisweilen deutlich eine Strecke hin verfolgen. Blutgefässe dringen mehrfach aus der Umgebung in die weisse Substanz ein, nie aber bis in die graue. Bemerkenswerth ist dabei, dass diese Blutgefässe sehr häufig die Tendenz zeigen, dieselbe Bahn zu verfolgen wie die austretenden Nervenwurzeln.

Betrachtet man nun einen Schnitt durch eine Larve von 24 mm Länge, so bietet sich ein wesentlich verändertes Bild dar (Taf. II. Fig. XI).

Die weisse Substanz ist im Verhältniss zur grauen sehr vergrössert, so dass die letztere die Peripherie nur noch auf einer kleinen Strecke an der dorsalen Fissur, welche sich anzulegen beginnt, berührt. Die ventrale Fissur hat ihre charakteristische Gestalt erlangt und zwar durch Wachsthum der ventral liegenden weissen Substanz. Durch letzteres rückt auch zugleich der Centralkanal immer weiter in die Mitte.

Die Pia mater legt sich deutlich an und ihre in die weisse Substanz dringenden und deren bindegewebliches Grundnetz bildenden Fortsätze werden sichtbar.

Ganz verändert erscheint die graue Substanz. Zunächst characterisirt sich der Centralkanal durch ein nun völlig ausgebildetes Cylinderepithel von 0,0136 langen und 0,0085 breiten Zellen. Die letzteren sind meist cylindrisch, bisweilen auch kuglig oder birnförmig. Der übrige Theil der grauen Substanz wird nicht mehr von dicht gelagerten Zellen gebildet, sondern giebt sich als ein aus zarten Fäden bestehendes Netz kund, in dessen Maschen zweierlei Elemente liegen. Einestheils erblicken wir nämlich darin, besonders in der Peripherie, einzelne der Zellen oder vielmehr Zellkerne (der Plasmamantel war ja wegen seiner Kleinheit schon früher nicht erkennbar), die die Hauptmasse der grauen Substanz der früheren Stadien bildeten. Anderntheils aber finden sich auch zahlreiche kleine, homogene, stark lichtbrechende Kugeln von 0,006 mm Durchmesser vor, die ich Umbildungskugeln nennen will. Sie scheinen dem Aussehen nach aus Fett zu bestehen, indess ist

es auch möglich, dass wir darin irgend ein anderes organisches Produkt vor uns haben.

So überraschend übrigens diese Kugeln auf den ersten Blick sind, so können wir doch nicht lange in Zweifel sein, dass sie ein Umbildungsprodukt der Kerne jener dicht gedrängten Zellen sind, die uns die früheren Stadien zeigten, denn jeder Schnitt bietet uns ausser den intakt gebliebenen Zellen oder Kernen und den Kugeln auch alle Uebergangsformen zwischen beiden, in Bezug auf Grösse sowohl als auch auf Aussehen und Gestalt.

Wir müssen demnach annehmen, dass sich auf einem gewissen Stadium ein Theil der grossen Kerne der ehemals eng aneinander gelagerten Zellen derart verändert, dass dieselben sich verkleinern, ihre Granulirung verlieren und homogen und stark lichtbrechend werden. Der Nucleolus geht dabei verloren, während dafür die Zellenwand sichtbar wird, da sich der kleiner werdende Kern von ihr zurückzieht. Solche Zellwände lassen sich auf jedem Schnitte nachweisen. Allein dieselben erhalten sich nicht lange, sondern lösen sich bald auf, um zu Grundsubstanz zu werden. Dasselbe Schicksal hat der zarte Protoplasmaleib und in letzter Instanz auch die Umbildungskugel selbst.

Der Erfolg nämlich, den diese ganze Erscheinung, d. h. die Metamorphose und schliessliche Auflösung eines Theiles der Zellen hat, ist die Bildung der früher beim ausgebildeten Thier beschriebenen „Grundmasse", denn auf den vorhergehenden Stadien war diese noch nicht vorhanden. Wenn ich dieselbe früher als Netz bezeichnet habe, da sie auf allen Präparaten als solches erscheint, so gilt für die Beurtheilung dieser Erscheinung dasselbe, was ich für die gleichfalls anscheinend netzförmige Grundmasse der definitiven grauen Substanz geltend gemacht habe. Die oben geschilderte Entstehung bestärkt uns sogar darin, dass wir in der grauen Grundmasse eine zarte, gallertartige Masse erkennen müssen, die erst durch Einwirkung von Reagentien ein netzartiges Aussehen annimmt.

Goette[1]) lässt die graue Grundmasse der Unke ganz

1) Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.

ähnlich entstehen. Auch er spricht von Umbildungskugeln, indess muss ich in den Einzelheiten mehrfach von ihm abweichen. Ich gehe jedoch nicht näher auf die Goette'sche Untersuchung ein und wende mich jetzt der Beschreibung des Schnittes durch ein noch älteres Stadium zu. Wir erhalten hierbei ein Bild, welches dem des definitiven Markes schon sehr ähnlich ist.

Der Centralkanal mit seinem Epithel ist im grossen und ganzen unverändert. Die Umbildungskugeln sind verschwunden, d. h. sie haben einer reich entfalteten Grundmasse den Ursprung gegeben. In dieser Grundmasse liegen jetzt, und zwar schon zu einer zellenreichen peripherischen und einer zellenarmen centralen Zone angeordnet, die Elemente, die wir als „Körner" beschrieben haben, und die sich nun als jene Kerne und Zellen darstellen, die von der beschriebenen Metamorphose in Umbildungskugeln nicht betroffen worden sind. Da aber die Zahl der Körner grösser ist als die der intakt gebliebenen Kerne, so muss eine Vermehrung der letzteren durch Theilung entweder der Kerne oder der Epithelzellen stattgefunden haben. Beides ist sowohl für sich allein als auch combinirt denkbar. Bei der zweiten Vermehrungsart müsste eine Wanderung der neugebildeten Zellen vom Centralkanal nach der Peripherie hin stattfinden. Die muthmasslich gallertartige Beschaffenheit der Grundmasse würde einer solchen Wanderung wenig entgegenstellen; auch sind ja Wanderzellen durchaus keine Seltenheit im thierischen Organismus.

Jedenfalls aber findet in der grauen Substanz um diese Zeit auf die eine oder andere Weise eine Zelltheilung statt; da ich aber trotz aller Bemühung und Anwendung der gebräuchlichen Reagentien nie Kernfiguren wahrnehmen konnte, so scheint dieselbe meist direkt vor sich zu gehen. Auch ist mir nicht bekannt, dass irgend ein Forscher je Kernfiguren im Bereich der grauen Rückenmarkssubstanz beschrieben hätte.

In dem Stadium, welches ich im Begriffe zu schildern bin, zeigen sich übrigens auch die ersten Anlagen der grossen Nervenzellen. Man erblickt jederseitig in der Gegend der spätern ventralen Hörner je 2—4 be-

sonders grosse, helle, mit deutlichem Nucleolus versehene Kerne, die unstreitig die Kerne der definitiven Nervenzellen darstellen. Fortsätze habe ich nicht erkennen können, höchstens einen schmalen Plasmahof. Es ist leicht einzusehen, wie dieser Hof allmälig seine Masse vergrössert und nach und nach seine Fortsätze austreibt.

Endlich sind auch schon Andeutungen der von mir beschriebenen lateralen Faserzüge vorhanden.

Wie schon erwähnt ist von diesem Stadium bis zum ausgebildeten Thier nur noch ein kleiner Schritt. Es brauchen sich nur noch die Nervenzellen weiter auszubilden und, damit im Zusammenhang, die ventralen Hörner hervorzudrängen. Die Hauptveränderung hat die weisse Substanz durchzumachen; sie muss nach allen Seiten bedeutend sich vermehren und vor allen Dingen auf der dorsalen Seite zum Schluss kommen.

So gestaltet sich in grossen Zügen die Metamorphose des Rückenmarks bei Tr. taen. Ob das Bild derselben ohne weiteres auf alle Caudaten zu übertragen sein wird, müssen weitere Untersuchungen lehren. Vor allen Dingen wird es sich fragen, ob überall bei Bildung der Grundmasse jene Umbildungskugeln auftreten.

Die Metamorphose des Rückenmarkes von Rana

ist etwas schwieriger zu untersuchen als die von Triton, weil der Körper der Larven und besonders auch das Rückenmark derselben stark pigmentirt ist. Die Pigmentirung verliert sich jedoch mit der Entwicklung immer mehr und mehr.

Die jüngsten Stadien, die ich untersuchte, waren 4 mm lang. Bei diesen zeigte das Medullarrohr fast dieselbe Configuration wie bei den jüngsten Tritonlarven. Später (5,5 mm lang) vermehren sich die Zellen der grauen Substanz, das Epithel legt sich an und auf einem noch weiter fortgeschrittenen Stadium (6,5 mm) erscheinen die Zellen nicht mehr dicht gedrängt wie bisher, sondern sie werden von einer bis jetzt noch nicht wahrgenommenen Zwi-

schen- oder Grundsubstanz getrennt. Gleichzeitig finden wir in der Gegend der ventralen Hörner jederseits 5—6 besonders hervortretende Kerne, die wir als Kerne der späteren Nervenzellen in Anspruch nehmen müssen, wenn auch Fortsätze an ihnen noch nicht wahrnehmbar sind. Ein grosser Unterschied in Bezug auf die Grösse der Epithelzell-, Nervenzell- und gewöhnlichen Zellkerne (Körner) ist auf diesem Stadium noch nicht nachweisbar.

Anders gestaltet sich das Bild, wenn wir jetzt eine Larve von etwa 25 mm (noch ohne hintere Extremitäten) betrachten:

Die Körner und die Epithelzellkerne haben sich durch Theilung bedeutend vermehrt und sind schon viel kleiner als die Nervenzellkerne. Die letzteren haben ihre Zahl vergrössert und sich alle mit ihrer Längsaxe senkrecht zum Ellipsenradius gerichtet. Ihr Plasmaleib wird hier und da sichtbar, bisweilen sind sogar schon Fortsätze erkennbar. Die ventralen Hörner beginnen, sich von der übrigen grauen Masse abzuheben, vor allem erscheinen sie heller.

Wir gehen nun zum Querschnitt einer Larve, die zwar den Schwanz noch, aber auch schon beide Extremitätenpaare hat, über.

Die Körner sind noch kleiner und zahlreicher geworden, die Grundsubstanz hat ihr Volumen vermehrt, die mit Fortsätzen versehenen Plasmaleiber der Nervenzellen sind deutlich sichtbar, die charakteristischen Faserzüge erkennbar: mit einem Worte, die Verhältnisse sind alle schon denen des ausgebildeten Thieres sehr ähnlich. Es brauchen sich Rückenmark und besonders die weisse Substanz nur massenhafter zu entfalten, die Nervenzellen sich mehr zu verzweigen, die Faserzüge klarer zu werden und die Substantia reticularis oberhalb des Canalis centralis muss mehr hervortreten, um das Bild zu bieten, welches ich vom definitiven Froschrückenmark entworfen habe.

Wenn wir fragen, wie beim Frosch die graue Grundmasse entsteht, so können wir antworten: auch hier entsteht sie ganz entschieden aus den vorher dicht gelagerten Zellen der grauen Substanz, sei es nun, dass diese Zellen dieselbe als gallertartige, hyaline Masse absondern, ähnlich

wie die Bindegewebskörperchen die bindegewebliche Zwischensubstanz abscheiden, sei es, dass sich einzelne der Zellen oder nur deren Plasmaleiber auflösen, um mit ihrer Substanz die Grundmasse zu bilden.

Die bei Triton taeniatus beschriebenen Umbildungskugeln, die aus der stofflichen Veränderung eines Theiles der Zellen der grauen Substanz entstehen, habe ich bei Rana nicht gefunden. Doch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass mir gerade die Stadien entgangen sind, in denen diese allem Anschein nach nur kurze Zeit existirenden Gebilde vorkommen.

Die von Bufo untersuchten Larvenstadien stimmten mit den betreffenden Stadien von Rana überein.

Vergleichen wir die Entwicklungsgeschichte oder vielmehr die Metamorphose des Rückenmarkes von Rana und Triton taeniatus, so ergiebt sich, wenn wir zunächst nur die graue Substanz berücksichtigen, folgendes Schema, welches — den von mir ausserdem noch berücksichtigten Jugendzuständen von Siredon, Salamandra, Pelobates und Bufo zufolge — mit geringen Abänderungen auf alle Amphibien anzuwenden sein dürfte:

Während der ersten Zeit des freien Larvenlebens erscheint die graue Substanz als ein dichtes Gewebe gleichwerthiger Zellen mit grossen Kernen, ohne irgend eine Andeutung besonderer Nervenzellen. Die erste Differenzirung innerhalb dieses Gewebes ist die Anlage eines Epithels um den Centralkanal. Die nächste Veränderung (bei Rana viel früher eintretend als bei Triton) ist tiefgreifender Art: Das Epithel hat seine charakteristische Gestalt; die übrigen Zellen der grauen Substanz (von nun an wohl als „Körner“ zu bezeichnen) liegen nicht mehr dicht, sondern sind durch eine Grundsubstanz getrennt. Die letztere ist von den Zellen der grauen Substanz, sei es durch Absonderung, sei es durch ganze oder theilweise Auflösung selbst gebildet, darf also auf keinen Fall als Bindegewebe in Anspruch genommen werden. — In der Gegend der ventralen Hörner zeigen sich Zellen mit einem deutlichen Kern, der durch feinere Granulirung, etwas hellere Farbe und deutlichen Nucleolus ausgezeichnet ist, die späteren Nervenzellen. Zellenreiche und zellenarme Zone sind ge-

sondert. Im allgemeinen aber sind die Körner, die Epithelzellkerne und die Nervenzellkerne in Grösse, Aussehen und Gestalt noch sehr wenig von einander verschieden.

Von dem eben etwas schematisirt beschriebenen Stadium, welches sich, wie bemerkt, auf alle Amphibienarten anwenden lässt, bedarf es nur noch eines kleinen Schrittes, nämlich weiterer Ausbildung der Nervenzellen und klarer Ausprägung der Faserzüge, und das Bild des definitiven Rückenmarkes der Tritonen ist fertig. Bei den höher stehenden Amphibien, den Salamandern, Pelobatiden, Raniden und Bufoniden geht die Entwicklung von dem in Rede stehenden Stadium aus noch weiter: die Nervenzellen werden immer zahlreicher und typischer, die Faserzüge deutlicher und, was der wichtigste Umstand ist, die Körner und Epithelzellkerne nehmen an Grösse ab, an Zahl aber zu, während ihre Aehnlichkeit mit den Nervenzellkernen mehr und mehr schwindet. Den Gipfel erreichen diese Veränderungen bei den Raniden und Bufoniden, wo sich diese Körner am weitesten rückgebildet haben.

Wir sehen also rückblickend, dass die von mir am Anfange meiner Arbeit aufgestellte Reihe auch vom Standpunkte der Entwicklungsgeschichte aus ihre volle Bestätigung findet: das Rückenmark der höheren Batrachier ist ein phylogenetisch weiter entwickeltes Stadium des Caudatenrückenmarkes, welches letztere wir in gewissen Stadien der ontogenetischen Entwicklungsreihe des Frosch- und Krötenmarkes wiedererkennen.

Bei der vergleichenden Darstellung des definitiven Rückenmarkes der Amphibien zogen wir aus histologischen Befunden den Schluss, dass die dem ersten Anschein nach sich darbietende grosse Kluft, welche zwischen Caudaten und höheren Batrachieren (Rana und Bufo) besteht, von den Pelobatiden überbrückt wird. Die Art und Weise aber, wie sich nach vorstehenden Ausführungen das Frosch- und Krötenmark von dem Tritonenmark herleiten lässt, ist sehr geeignet, die ausgesprochene Ansicht auch vom genetischen Standpunkte aus zu bestätigen.

Die Verhältnisse des Rückenmarkes gestatten daher den Schluss, dass die Pelobatiden nicht etwa eine Mittel-

form zwischen Fröschen und Kröten sind, wie man aus den Bezeichnungen Froschkröten und Krötenfrösche folgern könnte, sondern dass sich dieselben in der Entwicklungsreihe der Organismen vielmehr darbieten als Abkömmlinge der Caudaten einerseits, als Vorfahren der Frösche und Kröten andererseits.

Ich bin weit entfernt, diese nur aus der Betrachtung des Markes gewonnene Behauptung ohne weiteres als absolute Wahrheit hinzustellen; allein ich darf wohl annehmen, dass die Betrachtung anderer Organe und Organsysteme zu ähnlichen Resultaten führen wird. Der allgemeine Habitus der Thiere spricht übrigens nicht gegen die für dieselben beanspruchte Stellung.

III. Theil.

Das Rückenmark der Amphibien in seinen Veränderungen von vorn nach hinten.

Wie ausdrücklich bemerkt ist, habe ich bei den vorausgegangenen Betrachtungen immer Schnitte zu Grunde gelegt, die nicht allzuweit hinter der Medulla oblongata geführt waren. Das Gesagte gilt daher zunächst nur für die am höchsten entwickelte Region des Markes.

Gelegentlich habe ich übrigens schon erwähnt, und man kann dies auch a priori schon vermuthen, dass die Höhe der Organisation allmälig von vorn nach hinten abnimmt. Und das geschieht in einem solchen Grad, dass wir in der äussersten Schwanzspitze nichts mehr haben als ein einschichtiges Epithelrohr, ganz wie sich das embryonale Rückenmark in seiner ersten Anlage darstellt. Und so ist es natürlich gleichmässig bei dem ausgebildeten Thiere und bei Larven.

In seiner Abhandlung über den Pleurodeles Waltlii sagt Dr. Fraisse[1]): „Wie das Ende des Rückenmarkes einen

1) Fraisse, Beiträge zur Anatomie von Pleurodeles Waltlii. Inaug.-Diss. Würzburg 1880.

vollständig embryonalen Charakter sich bewahrt hat, so kann man bei der Betrachtung der von hinten nach vorn durch dieses Organ gelegten Querschnittserien einen allmäligen Uebergang zu dem vorderen hoch organisirten Theil desselben wahrnehmen, der genau alle Stufen der normalen Entwicklung zeitlebens dargestellt enthält; denn auch der vordere Theil des Rückenmarkes ist erst durch allmälige in derselben Weise verlaufende Umwandlung aus einem einfachen Rohr zu einer so complicirten Struktur gelangt."

Meine eigenen Untersuchungen haben das hier Ausgesprochene nach allen Richtungen hin bestätigt. Legt man durch irgend ein Amphibium, sei es ausgebildetes Thier oder Larve, eine Querschnittserie von vorn nach hinten, so findet man, wenn man diese verfolgt, alle die Stadien annähernd wieder, die das vordere Rückenmark des betreffenden Individuums von dem embryonalen Medullarrohr an bis zu der eben erreichten Entwicklungshöhe hat durchlaufen müssen.

Eine Ausnahme von dieser allgemeinen Erscheinung machen nur die ungeschwänzten Batrachier. Die Vereinfachung des Markes von vorn nach hinten ist auch bei diesen Thieren deutlich vorhanden und von Reissner eingehend berücksichtigt worden. Allein sie geht nicht so weit wie bei den Caudaten. Das ist indess selbstverständlich, denn wir müssen bedenken, dass mit der im Laufe der Larvenentwicklung eintretenden allmäligen Reduction des Schwanzes natürlich auch das darin liegende Ende des Rückenmarkfadens mit reducirt werden muss. Ich brauche übrigens kaum hervorzuheben, dass die Batrachier, so lange sie als geschwänzte Larven leben, von dem allgemeinen Verhalten keine Ausnahme machen, das heisst, dass sie ihr Rückenmark nach hinten bis zum einschichtigen Medullarrohr vereinfachen.

Die besprochene Abnahme in der Höhe der Differenzirung verläuft in allen Fällen vollkommen stätig und ohne Sprung; ich habe daher auch davon abgesehen, das Rückenmark der Amphibien in besondere Regionen (Conus medullaris, filum terminale etc.) zu theilen.

Indem ich auf meine Zeichnungen verweise (Taf. II. Fig. XII — Fig. XX) sehe ich übrigens davon ab, auf die in Rede stehende Vereinfachung des Rückenmarkes in seinem Verlauf von vorn nach hinten näher einzugehen, zumal ich dabei auf ähnliche Dinge kommen würde wie bei der vorher behandelten Metamorphose. Nur auf das äusserste Ende des Rückenmarkes bei ausgebildeten Thieren wie bei Larven möchte ich noch mit einigen Worten eingehen.

Was über diesen Theil in der angeführten Schrift über den Pleurodeles gesagt ist,[1]) kann mit belanglosen Aenderungen für alle Amphibien und Amphibienlarven angenommen werden.

Herr Dr. Fraisse hat, wie ich durch mündliche Mittheilung weiss, in der letzten Zeit im Schwanzende von Proteus interessante Spinalganglienbildungen gefunden. Seine Schnitte liefern nämlich den deutlichen Beweis, dass sich diese Ganglien durch allmälige Proliferation der embryonalen Zellen der grauen Substanz und schliessliche Abschnürung des proliferirten Theiles müssen gebildet haben. Ich habe nun bei Salamanderlarven Querschnittsbilder erhalten (Taf. II Fig. XVII — XIX), die dies völlig bestätigen. Diese Thatsache steht mit der besonders von His[2]) vertretenen Anschauung, dass sich die Spinalganglien ebenso primär bilden wie das gesammte Rückenmark, nämlich mit Hülfe der sogenannten Zwischenstränge, in direktem Widerspruch. Da His jedoch auch für die Amphibien das Dasein der Zwischenstränge behauptet, mir aber Material zur weiteren Untersuchung dieser Dinge nicht zu Gebote stand, so begnügte ich mich einstweilen mit der Meinung, dass die Bildung der Ganglien im vorderen Theil des Rückenmarkes eine andere sei als im Schwanze, den His vermuthlich nicht mit in Betracht gezogen habe. Befremdlich musste ein derartiger Wechsel in der Bildungsweise desselben Organes allerdings in hohem Masse erscheinen.

1) pag. 26.

2) His, Ueber die Anfänge des peripherischen Nerven-Systems. Arch. f. Anat. u. Phys. Leipzig 1879.

Da erschien, als ich diese Arbeit im grossen und ganzen schon vollendet hatte, eine Abhandlung von Bedot,[1]) welche für die Tritonen den Nachweis liefert, dass die Spinalganglien aus dem Modullarrohr hervorwachsen. Bedot sagt: „Les ganglions spinaux ainsi que leur racines se développent aux dépens du tube médullaire". Ich bin sehr geneigt nach meinen eigenen Erfahrungen dieser Ansicht von Bedot beizutreten. Die Ansicht von His mag für die andern Wirbelthierklassen Geltung haben, für die Classe der Amphibien dürfte Bedot im Rechte sein, wenn er sagt: „Je crois que His a été un peu trop loin en voulant démontrer la présence de ce cordon intermédiaire chez tous les Vertébrés."

Das Vorkommen von Spinalganglien an dem erst einschichtigen Medullarrohr — und die seitlichen Zellmassen, welche ich (Taf. II Fig. XVII—XIX) angegeben habe, müssen doch als Ganglien aufgefasst werden, zumal die eine (Fig. XVIII) schon den deutlichen Abgang eines Nerven zeigt — giebt uns zugleich den Beweis, dass das Rückenmark bis an sein äusserstes Ende als ein nervöses Organ aufgefasst werden muss. Das ist übrigens nach den in dieser Arbeit entwickelten Ansichten und Prinzipien fast selbstverständig. Haben wir doch selbst in dem höchst entwickelten vorderen Theil des ausgebildeten Räckenmarkes dem Centralkanal eine Theilnahme an der physiologischen Arbeit nicht absprechen können. Diese Theilnahme wächst, je weiter wir nach hinten kommen um so mehr, bis schliesslich der Centralkanal die Arbeit allein übernimmt, da andere Elemente nicht mehr vorhanden sind.

Ich verzichte darauf, die abweichenden Ansichten, die die verschiedenen Forscher (Burdach, Haller, Chaussier Cuvier etc.) über den Endfaden des Rückenmarkes gehabt haben und die Bidder ausführlich dargelegt hat, zu wiederholen. Bidder selbst bezeichnet für alle vier

---

1) Bedot, Recherches sur le développement des nerfs spinaux chez les Tritons. Genève 1884.

Wirbelthier-Klassen das Filum terminale als eine Verlängerung der Bindegewebsgrundlage des Markes ohne jedes nervöse Element und lässt das eigentliche Rückenmark schon sehr weit vorn enden.

Ich verwerfe diese Ansicht vollständig [1]) und hebe nochmals hervor, dass das Rückenmark ein Organ ist, welches seine histologische Beschaffenheit zwar von vorn nach hinten bedeutend vereinfacht, seinen nervösen Charakter aber bis in die äusserste Spitze behält. Mit jener Vereinfachung wird nicht die Qualität der physiologischen Lebensäusserungen des Organs geändert, sondern höchstens die Quantität.

Die Natur liefert uns damit einen neuen Beweis dafür, dass derselbe Effect das eine Mal durch ganz einfache, das andere Mal durch sehr hohe Organisation erzielt werden kann. Wenn man dem vielleicht entgegen halten wollte, dass das Rückenmark als einheitliches Organ zu betrachten sei und nicht in einzelne Segmente zerlegt werden darf, wenn es sich um Beurtheilung seiner Leistungen handele, dann berufe ich mich auf die Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte, denen zufolge die graue Substanz des vorderen Rückenmarkes, welche bei allen Amphibien einen mehr oder weniger hoch differenzirten Bau zeigt, unbeschadet ihrer Leistung bei den jüngsten Larven in noch sehr einfacher Weise, als ein Strang völlig gleichwerthiger Zellen, uns entgegentritt.

Vorstehende Arbeit wurde zum grössten Theile im Laboratorium des zoologischen Institutes der Universität Leipzig gefertigt, und ich ergreife mit lebhafter Freude die

---

1) Natürlich nur in Hinsicht auf die von mir untersuchte Classe der Amph.

Gelegenheit, dem Leiter dieses Institutes, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheim-Rath Professor Dr. Leuckart für die reiche Anregung und vielfachen Rath, mit dem er mich jederzeit bereitwilligst unterstützt hat, sowie für die grosse Liebenswürdigkeit, mit welcher er mir die betr. Literatur aus seiner eigenen Bibliothek zur Verfügung gestellt, den herzlichsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. I bis VI. Querschnitte durch das Rückenmark von Amphibien und zwar Fig. I: Rana esculenta; Fig. II: Salamandra maculosa; Fig. III: Proteus; Fig. IV: Triton taeniatus; Fig. V: Axolotl; Fig. VI: Triton cristatus. Die Figuren, welche sämmtlich nur zur Hälfte ausgeführt sind, beziehen sich alle auf die Gegend der vorderen Extremitäten. Die weisse Substanz ist nicht detaillirt ausgeführt, es sind nur die aus der Pia mater kommenden bindegeweblichen Fortsätze angegeben. Was die Grössenverhältnisse anlangt, so verweise ich auf die Tabelle auf Seite 6 des Textes.

Tafel II.

Fig. VII. Körner aus der grauen Substanz von Rana esculenta.

Fig. VIII. Schema des Rückenmarkquerschnittes eines Raniden. a. Ventrale Commissur, b. laterale Comm., c. Faserzüge der gekreuzten Comm., d. Centralkanal, e. Epithel des Centralkanales, f. Subst. ret., g. Regionen der grossen Nervenzellen.

Fig. IX. Triton taen. Larve, 6,5 mm lang. Querschnitt des Markes.

Fig. X. Dass. 13 mm lang.

Fig. XI. Dass. 24 mm lang.

Fig. XII—XV. Triton taen. Ausgeb. Thier. Querschnitte durch das Mark aus verschiedenen Körperregionen und zwar: XII: Aeusserste Schwanzspitze; XIII 1 mm von der Schwanzspitze; XIV 3 mm von der Schwanzspitze; XV 3—4 cm von der Schwanzspitze.

Fig. XVI—XX. Sal. mac. Larve 26 mm lang. Querschn. durch das Mark aus versch. Körperregionen und zwar XVI und XVII Schwanzspitze; XVIII 2—3 mm von der Schwanzspitze; XIX 1 cm von der Schwanzspitze; XX Bauchgegend.

Fig. XXI. Ganglienzellen von Triton crist.

Fig. XXII. Ganglienzellen von Bufo cin.

Fig. XXIII. Triton crist. Längsschnitt durch ein ventrales Horn.

Vita.

Carl Max Schmidt wurde geboren am 20. December 1859 zu Annaberg im sächsischen Erzgebirge. Seinen ersten Unterricht empfing er durch die Bürgerschule seiner Heimath, welche er von seinem 6. bis zu seinem 14. Lebensjahr besuchte. Michaelis 1873 trat er in die Realschule I. Ord. zu Annaberg ein und blieb auf dieser Schule bis zu dem Ostern 1880 bestandenen Maturitätsexamen. Seit Ostern 1880 studirt er in Leipzig Naturwissenschaften.

Gehört hat er die Vorlesungen der Herren Professoren Leuckart, Zirkel, Schenk, Wiedemann, Kolbe, Hankel, Credner, Heinze, sowie der Herren Privatdocenten Chun, Marshall, Fischer und Schur. Ausserdem ist er thätig gewesen in den Laboratorien der Herren Professoren Leuckart, Schenk und Wiedemann.

Fig. 2.

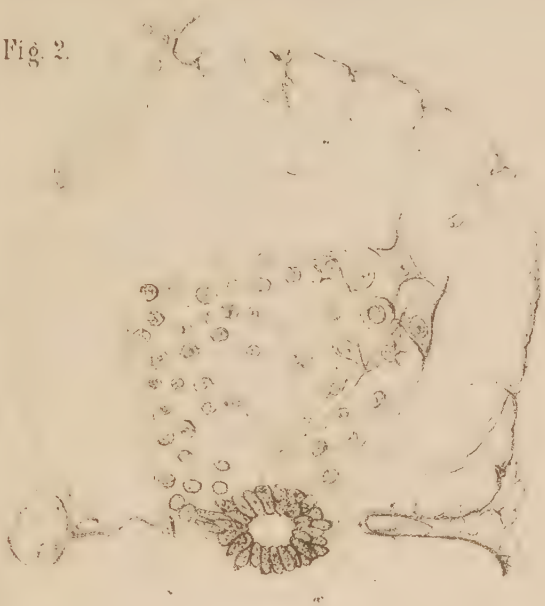


Fig. 3.

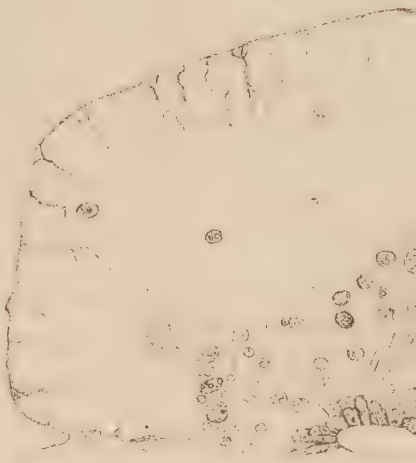


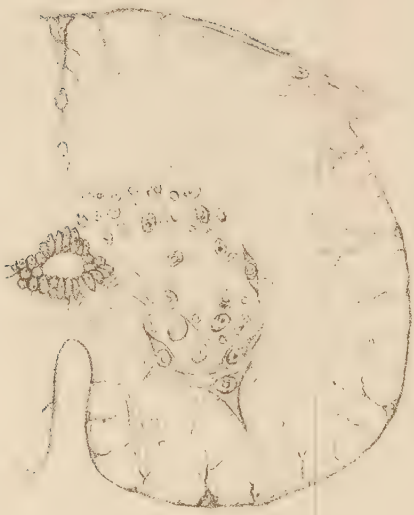
Fig. 1.

Max Schmidt del.

Fig. 4.

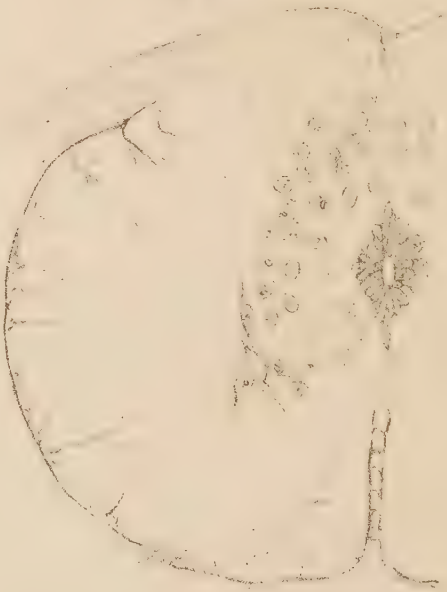
dorsal.

Fig. 5.



ventral.

Fig. 6.



Lith. v. H. Springer, Leipzig

Fig. 7.

Fig. 9.

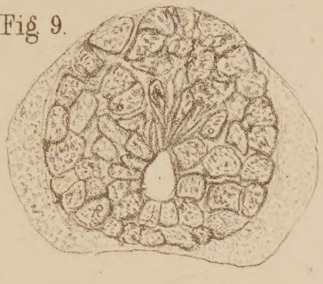


Fig. 10.

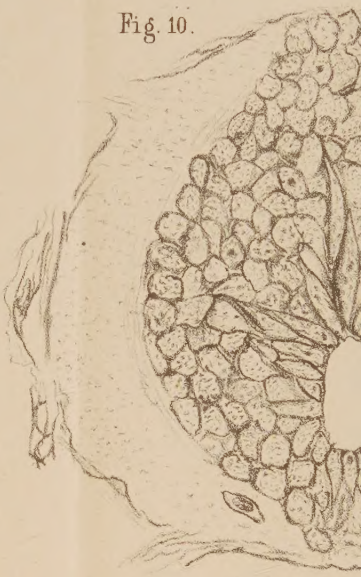


Fig. 8.

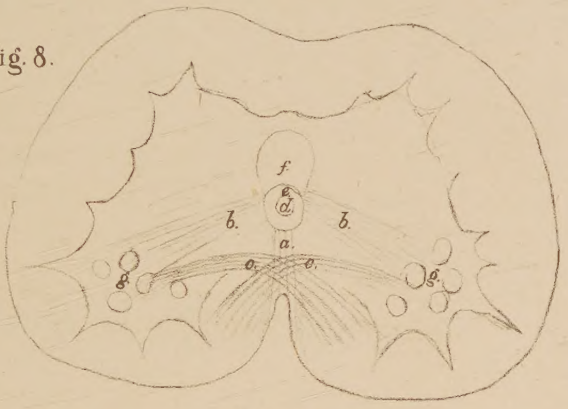


Fig. 1

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 16.

Fig. 21.

Fig. 15.

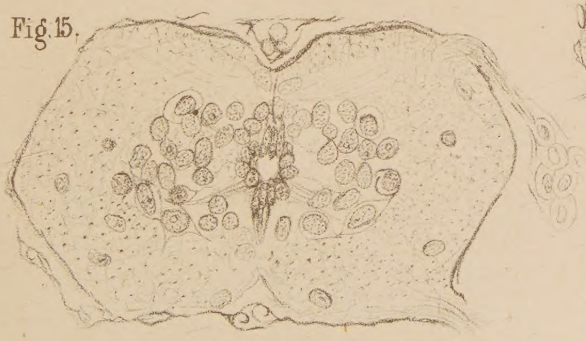
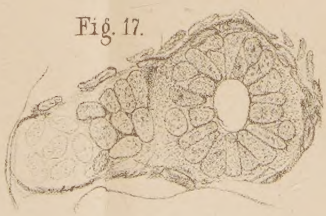


Fig. 17.



Max Schmidt del.

Fig. 11.

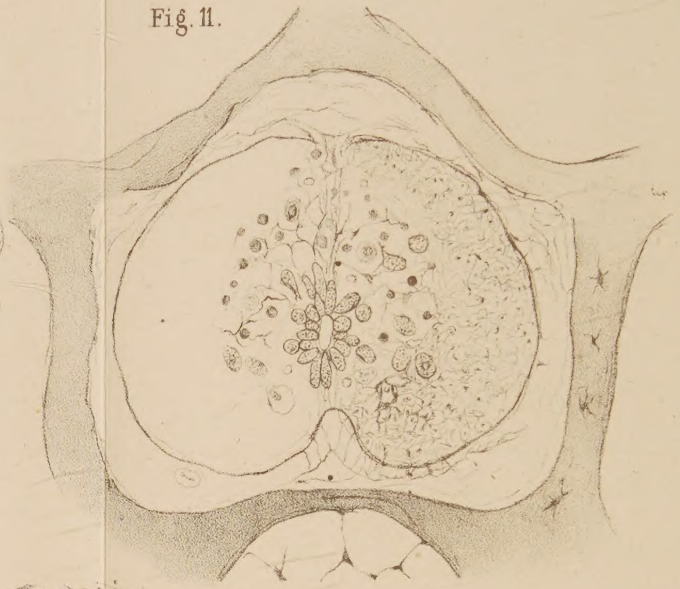


Fig. 22.

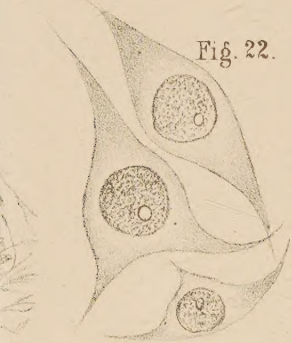


Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 18.

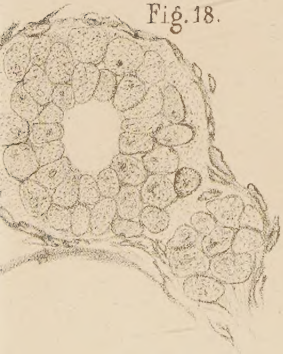
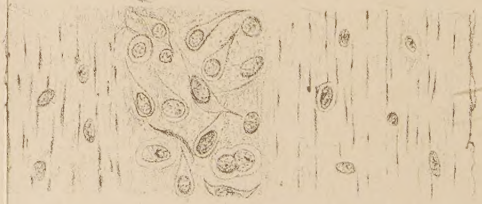


Fig. 23.

ventr. Seite



dors. Seite.

Lith. v. H. Springer, Leipzig.